SHOUT
SHARE
IT

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

Nr. 147—167

Missing #150

Schriftleiter:

Gert Bloos

Stuttgart

1989—1990

ISSN 0341-0153

Die Arbeiten Nr. 147—167 umfassen 687 Druckseiten und enthalten 60 Tafeln, 184 Abbildungen und 40 Tabellen.

ISSN 0341-0153

Schriftleitung:

Dr. Gert Bloos, Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart (Museum am Löwentor),
Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1.

Bestellung und Verkauf (auch von Einzelheften):
Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1.

Gesamtherstellung:
Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-8530 Neustadt a. d. Aisch

Inhalt

Nr. 147—167

147 Dayan, E.: Über pleistozäne Elefanten-Funde im Umland von Erzurum in Ostanatolien. Ein Beitrag zur Fundgeschichte des *Elephas trogontherii* im Becken von Pasinler. [On Finds of Pleistocene Elephants in the environment of Erzurum in East Anatolia. A Contribution to the History of the Finds of *Elephas trogontherii* in the Basin of Pasinler.] 21. S., 11 Abb., 7 Tab.; 1989.

148 Callomon, J. H., Dietl, G. & Niederhöfer, H.-J.: Die Ammonitenfaunen-Horizonte im Grenzbereich Bathonium/Callovium des Schwäbischen Juras und deren Korrelation mit W-Frankreich und England. [The ammonite faunal horizons at the Bathonian-Callovian boundary in the Swabian Jurassic and their correlation with those of Western France and England.] 13 S., 2 Abb., 1 Tab.; 1989.

149 Kamphausen, D.: Der Schädel von *Eocyclotosaurus woschmidti* Ortlam (Amphibia, Stegocephalia) aus dem Oberen Buntsandstein (Trias) des Schwarzwaldes (SW-Deutschland). [The skull of *Eocyclotosaurus woschmidti* Ortlam (Amphibia, Stegocephalia) from the Upper Buntsandstein (Triassic) of the Black Forest (SW-Germany).] 65 S., 9 Taf., 11 Abb., 1 Tab.; 1989.

150 Popov, Yu. A.: *Alumeda* n. g., a New Bug Genus Erected for Three Fossil Species from Dominican Amber (Heteroptera: Reduviidae, Emesinae). 14 pp., 20 figs.; 1989.

151 Gaudant, J.: Nouvelles observations sur l'ichthyofaune miocène de Steinheim am Albuch (Wurtemberg, Allemagne). 33 p., 4 pl., 21 fig.; 1989.

152 Van den Hoek Ostende, L. W.: The Talpidae (Insectivora, Mammalia) of Eggingen-Mittelhart (Baden-Württemberg, F.R.G.) with special reference to the *Paratalpa–Desmanodon* lineage. 29 pp., 4 pls., 8 figs., 4 tabs.; 1989.

153 Heizmann, E. P. J., Bloos, G., Böttcher, R., Werner, J. & Ziegler, R.: Ulm-Westtangente und Ulm-Uniklinik: Zwei neue Wirbeltier-Faunen aus der Unteren Süßwasser-Molasse (Untermiozän) von Ulm (Baden-Württemberg). [Ulm-Westtangente and Ulm-Uniklinik: Two new vertebrate faunas from the Lower Freshwater Molasse (early Miocene) of Ulm (Baden-Württemberg).] 14 S., 6 Abb., 1989.

154 Ziegler, R.: Heterosoricidae und Soricidae (Insectivora, Mammalia) aus dem Oberoligozän und Untermiozän Süddeutschlands. [Late Oligocene and early Miocene Heterosoricidae and Soricidae (Insectivora, Mammalia) from Southern Germany.] 73 S., 6 Taf., 9 Abb., 6 Tab.; 1989.

155 Böttcher, R.: Über die Nahrung eines *Leptopterygius* (Ichthyosauria, Reptilia) aus dem süddeutschen Posidonienschiefer (Unterer Jura) mit Bemerkungen über den Magen der Ichthyosaurier. [On the diet of a *Leptopterygius* (Ichthyosauria, Reptilia) from the south German Posidonia Shales (Lower Jurassic) with remarks on the stomach of ichthyosaurs.] 19 S., 19 Abb.; 1989.

156 Popov, Yu. A.: On the Miocene Bug Genus *Diacorixa,* with the Description of a New Fossil Species from Southern Germany (Insecta: Heteroptera, Corixidae). 12 pp., 14 figs.; 1989.

157 Spahr, U.: Ergänzungen und Berichtigungen zu R. Keilbachs Bibliographie und Liste der Bernsteinfossilien – Überordnung Mecopteroidea. [Supplements and corrections to R. Keilbach's bibliography and list of amber fossils – Superorder Mecopteroidea.] 87 S.; 1989.

158 Ziegler, R.: Didelphidae, Erinaceidae, Metacodontidae und Dimylidae (Mammalia) aus dem Oberoligozän und Untermiozän Süddeutschlands. [Late Oligocene and early Miocene Didelphidae, Erinaceidae, Metacodontidae and Dimylidae (Mammalia) from Southern Germany.] 99 S., 11 Taf., 6 Abb., 7 Tab.; 1990.

159 SCHLATTER, R.: *Phricodoceras sexinodosum* n. sp. (Ammonoidea) aus dem Lotharingium (*raricostatum*-Zone) von Balingen (Baden-Württemberg, Südwestdeutschland). [*Phricodoceras sexinodosum* n. sp. (Ammonoidea) in the Lotharinian (*raricostatum* Zone) from Balingen (Baden-Württemberg, Southwest Germany).] 9 S., 4 Abb.; 1990.

160 HADERER, F.-O.: Ein tridactyles Trittsiegel aus dem Unteren Stubensandstein (Obere Trias (Nor) des Rühlenbachtales (Württemberg). [A tridactyl footprint from the Lower Stubensandstein (Upper Triassic, Norian) of the Rühlenbach valley (Württemberg).] 14 S., 6 Abb.; 1990.

161 SELMEIER, A.: Ein verkieseltes *Erythrophloeoxylon*-Holz (Caesalpinoideae) aus der Dominikanischen Republik (Karibik). [A Silicified *Erythrophloeoxylon* Wood (Caesalpinoideae) from the Dominican Republic (Caribbean).] 13 S., 8 Abb.; 1990.

162 MÜLLER, W.: *Casearia depressa* KOLB, eine hexactinellide Kieselspongie aus dem Weißjura Schwabens. [*Casearia depressa* KOLB, a hexactinellid silica sponge from the Upper Jurassic of Suabia.] 7 S., 2 Taf., 3 Abb.; 1990.

163 HARMS, F.-J.: Ein neues Bernsteinvorkommen aus dem Untermiozän der Dominikanischen Republik (Hispaniola, Große Antillen). [A new occurrence of amber in the Early Miocene of the Dominican Republic (Hispaniola, Greater Antilles.] 12 S., 7 Abb.; 1990.

164 BÖTTCHER, R.: Neue Erkenntnisse über die Fortpflanzungsbiologie der Ichthyosaurier (Reptilia). [New informations on the reproductive biology of ichthyosaurs (Reptilia).] 51 S., 7 Taf., 7 Abb., 1 Tab.; 1990.

165 HÖLDER, H.: Über die Muschelgattung *Placunopsis* (Pectinacea, Placunopsidae) in Trias und Jura. [On the pelecypod genus *Placunopsis* (Pectinacea, Placunopsidae) in the Triassic and Jurassic.] 63 S., 6 Taf., 14 Abb.; 1990.

166 SPAHR, U.: Ergänzungen und Berichtigungen zur R. KEILBACHS Bibliographie und Liste der Bernsteinfossilien – „Apterygota". [Supplements and corrections to R. KEILBACH's bibliography and list of amber fossils – „Apterygota".] 23 S.; 1990.

167 ZIEGLER, R.: Talpidae (Insectivora, Mammalia) aus dem Oberoligozän und Untermiozän Süddeutschlands. [Late Oligocene and early Miocene Talpidae (Insectivora, Mammalia) from Southern Germany.] 81 S., 11 Taf., 8 Abb., 13 Tab.; 1990.

37
1

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 157	87 S.	Stuttgart, 10. 12. 1989

Ergänzungen und Berichtigungen zu R. KEILBACHS Bibliographie und Liste der Bernsteinfossilien*) – Überordnung Mecopteroidea

Supplements and corrections to R. KEILBACH's bibliography and list of amber fossils*) – Superorder Mecopteroidea

Von Ute Spahr, Stuttgart

Summary

The present catalogue contains supplements and corrections to literature cited by KEILBACH (1982) as well as additional literature up to 1989. The Mecopteroidea inclusions in copal, not considered by KEILBACH (1982), are added. Moreover it is given a synopsis of Mecopteroidea inclusions in ambers of various origin except Baltic amber, and an addendum to Diptera already treated (SPAHR 1985).

Zusammenfassung

Vorliegender Katalog enthält Ergänzungen und Berichtigungen zu den von KEILBACH (1982) gemachten Literaturangaben sowie zusätzliche Literaturangaben, soweit zugänglich, bis 1989. Die Mecopteroidea-Einschlüsse in Kopal, die bei KEILBACH (1982) unberücksichtigt blieben, wurden zusätzlich aufgeführt. Außerdem enthält der Katalog eine Zusammenstellung aller Mecopteroidea-Einschlüsse in Bernsteinen verschiedener Herkunft, ausgenommen Baltischer Bernstein. Die schon früher behandelten Diptera (SPAHR 1985) werden durch einen Nachtrag ergänzt.

Inhalt

1. Einleitung 2
(Introduction . . . . 4)
2. Hinweise 2
(Instructions . . . . 4)
3. Katalog 6
    Diptera [Nachtrag zu SPAHR (1985)] 6
    Lepidoptera 26

---

*) KEILBACH, R. (1982): Bibliographie und Liste der Arten tierischer Einschlüsse in fossilen Harzen sowie ihrer Aufbewahrungsorte. – Deutsche entomologische Zeitschrift, N. F. **29**, Heft 1–3: 129–286 u. Heft 4–5: 301–391; Berlin.

Mecoptera 44
Trichoptera 46
4. Zusammenstellung der Mecopteroidea-Einschlüsse in Bernsteinen verschiedener Herkunft – ausgenommen Baltischer Bernstein 71
5. Literatur-Nachtrag 76
6. Index 84

1. Einleitung

Enstprechend meinen 1981 erschienenen Publikationen: „Bibliographie der Bernstein- und Kopal-Käfer (Coleoptera)“ (Stuttgarter Beitr. Naturk., Ser. B, Nr. 72) und „Systematischer Katalog der Bernstein- und Kopal-Käfer (Coleoptera)“ (Stuttgarter Beitr. Naturk., Ser. B, Nr. 80), wurden auch für die übrigen Insektenordnungen Kataloge vorbereitet.

Die Vorarbeiten für diese Kataloge waren weitgehend abgeschlossen, als die Publikation von Keilbach (1982) erschien. Ein Vergleich der jeweils zusammengestellten Daten ergab, daß zwar die meisten der aus der Literatur bekannten fossilen Arten von Keilbach erfaßt worden sind, daß aber wichtige Literaturangaben manchmal fehlen bzw. Ergänzungen erforderlich sind.

Inzwischen erschienen ergänzende Kataloge über Diptera (Spahr 1985), Hymenoptera (Spahr 1987) und Hemipteroidea (Spahr 1988). Der vorliegende Katalog setzt die Serie mit den Mecopteroidea fort und schließt die verfügbare Literatur bis 1989, sowie einen Nachtrag zu den Diptera ein.

Zusätzlich wurden die Kopal-Mecopteroidea erfaßt, die von Keilbach (1982) nicht berücksichtigt wurden. Außerdem gebe ich eine Liste der in nicht-baltischen Bernsteinen bisher nachgewiesenen Mecopteroidea, alphabetisch geordnet nach der jeweiligen Bernstein-Herkunft.

Nicht berücksichtigt bzw. überprüft wurden die bei Keilbach (1982) gemachten Angaben über den Aufbewahrungsort des Materials und die museale Kennzeichnung der Stücke.

2. Hinweise

2.1. Anordnung des Kataloges

Im Gegensatz zu Keilbach (1982) wurde dieser Ergänzungskatalog in alphabetischer Reihenfolge zusammengestellt. Ausgangspunkt ist die Familie mit den ihr untergeordneten Taxa. Den Familien übergeordnete Taxa, soweit sie in der Bernstein-Literatur erwähnt werden, sind jeweils am Anfang aufgeführt. Zu taxonomischen und nomenklatorischen Fragen wurde keine Stellung genommmen, da die Abklärung solcher Fragen eine Aufgabe der Spezialisten der jeweiligen Gruppen bleibt.

Bei Keilbach (1982) fehlt ein Index; um die Verwendbarkeit beider Kataloge zu erleichtern, wurde deshalb bei jedem von mir aufgeführten Taxon auf die entsprechende Seitenzahl bei Keilbach (1982) hingewiesen.

2.2. Kennzeichnung der Bernstein-Gattungen

Gattungen, die aufgrund von Bernsteinfossilien aufgestellt wurden („Bernstein-Gattungen“) werden hier dadurch hervorgehoben, daß Autor und Jahreszahl angegeben sind. Gattungen, anhand von rezentem Material aufgestellt, blieben ohne diese

Angaben. Die Typusart einer neuen Gattung aus dem Bernstein wird nur dann extra genannt, wenn mehrere Arten dieser Gattung beschrieben bzw. im Katalog aufgeführt sind.

2.3. Ergänzungen bzw. Berichtigungen der bei Keilbach (1982) angeführten Literaturhinweise

2.3.1. Ergänzungen bzw. Berichtigungen der Seitenangaben

Erstrecken sich die zitierten Informationen über mehrere Seiten, so wird von mir nur jeweils die Seite des Beginns angegeben. Mehrere Seiten werden nur dann genannt, wenn Informationen über ein Taxon separat an verschiedenen Stellen einer Publikation erscheinen (siehe unter: 2.3.3.).

2.3.2. Ergänzungen bzw. Berichtigungen der Abbildungsangaben

Für den ursprünglich geplanten Katalog war die Angabe, was auf den Abbildungen dargestellt ist, vorgesehen und bei den Vorarbeiten berücksichtigt worden. Diese Angabe mußte nun für diejenigen Taxa entfallen, die bereits bei Keilbach (1982) aufgeführt sind und zu denen von mir lediglich einzelne Abbildungsangaben ergänzt oder berichtigt wurden. Wenn jedoch alle Abbildungen einer Publikation von mir ergänzt bzw. angegeben wurden, so ist auch das Dargestellte angegeben.

2.3.3. Erfaßte bzw. zusätzlicch erfaßte Publikationen

Mecopteroidea-Einschlüsse in Baltischem Bernstein: Erfaßt wurden u. a. auch Publikationen, in denen fossile Taxa im Zusammenhang mit z. B. phylogenetischen, taxonomischen oder auch ökologischen Fragen angeführt sind. In besonderen Fällen wurde auch solche Literatur angeführt, die an sich nur unbedeutende Erwähnungen von Gattungsnamen (d. h. ohne Belege und ohne Nachprüfbarkeit) enthält. Dies geschah dann, wenn diese Gattungsnamen später immer wieder wie gut gesicherte Angaben (und unter diese gemischt) aufgeführt wurden, ohne daß dort die zweifelhafte Basis erwähnt oder durch Literaturhinweise auffindbar wäre (z. B. bei Bachofen-Echt (1949) oder Handlirsch (1925)). Der hier gegebene Hinweis auf die Quellen soll zum Aussortieren von schlecht gesicherten und gut gesicherten Angaben verhelfen.

Mecopteroidea-Einschlüsse in Bernsteinen anderer Herkunft: Alle zugänglichen Angaben über Mecopteroidea-Einschlüsse wurden erfaßt, auch wenn es sich um kommentarlose Angaben oder Aufzählungen einzelner Familien handelt.

Mecopteroidea-Einschlüsse in Kopalen verschiedener Herkunft: Wie bereits eingangs erwähnt, wurden auch Kopaleinschlüsse erfaßt. Die hierzugehörigen Literaturangaben sind im Literatur-Nachtrag eingefügt. Die Herkunft der Kopale wurde nicht angegeben, da sie meist unsicher ist (Ausnahme: Mizunami amber).

2.3.4. Hinweise in eckiger Klammer

Im Katalog beziehen sich Hinweise in eckiger Klammer auf entsprechende Angaben bei Keilbach (1982).

2.3.5. Mit Kreuz markierte Jahreszahlen

Durch ein hochgestelltes Kreuz vor der Jahreszahl gekennzeichnet und im Literatur-Nachtrag aufgeführt sind alle Literaturangaben, die in KEILBACHS Bibliographie fehlen, fehlerhaft sind oder zusätzliche Hinweise erfordern.

2.3.6. Angabe der Bernstein-Herkunft

Wie bei KEILBACH (1982) wurde auch in vorliegendem Ergänzungskatalog nur bei solchen Taxa die Bernsteinherkunft vermerkt, die nicht aus dem Baltischen Bernstein stammen. Die Herkunftsangabe „Balt.B.“ erfolgte nur dann, wenn in einer Publikation Bernstein verschiedener Herkunft, u. a. Baltischer Bernstein, abgehandelt wird.

Die Abkürzungen der Herkunftsorte wurden von KEILBACH (1982: 162) übernommen; zusätzliche Herkunftsorte sind folgendermaßen abgekürzt:

Ark.B. = Arkansas-Bernstein; Bitt.B. = Bitterfeld-Bernstein (Sächsischer Bernstein); Chin.B. = Chinesischer Bernstein; Franz.B. = Französischer Bernstein; N.Jers.B. = New Jersey-Bernstein; Öst.B. = Österreichischer Bernstein; Rum. B. = Rumänischer Bernstein; Sach.B. = Sachalin-Bernstein; Tenn.B. = Tennessee-Bernstein.

Miz.A. = Mizunami amber (Kopal).

Dank

Herrn Dr. D. Schlee möchte ich für seine Unterstützung herzlich danken, Herrn Dr. G. Bloos für die Durchsicht des Manuskriptes und Herrn Dr. H. Schmalfuss für die Korrektur der englischen Einführung.

1. Introduction

Corresponding to my publications: „Bibliographie der Bernstein- und Kopal-Käfer (Coleoptera)“ (Stuttgarter Beitr. Naturk., Ser. B., Nr. 72) and „Systematischer Katalog der Bernstein- und Kopal-Käfer (Coleoptera)“ (Stuttgarter Beitr. Naturk., Ser. B., Nr. 80), both published in 1981, catalogues of all other insect orders in amber and copal were prepared. The preparatory work was done, when the publication of KEILBACH (1982) appeared. After intensive investigation and comparison it seemed to be justified to publish this supplementary and correcting catalogue to KEILBACH's bibliography and list of amber fossils, corresponding to my publications on Diptera (SPAHR 1985), Hymenoptera (SPAHR 1987) and Hemipteroidea (SPAHR 1988).

Additionally the following items were added: New publications up to 1989, the Mecopteroidea inclusions in copal which were not considered by KEILBACH (1982), and a list of Mecopteroidea found in ambers of different origin except Baltic amber.

The informations about site of keeping the material and the museal identifications, made by KEILBACH (1982), were not reexamined.

2. Instructions

2.1. Arrangement of this supplementary catalogue

Contrary to KEILBACH (1982) this supplementary catalogue is arranged in alphabetic order according to the family and its subordinate taxa. No position is taken towards taxonomical and nomenclatoral problems.

In KEILBACH (1982) a taxonomical index is not given. To facilitate the use of both catalogues, to each taxon I have added the page number where the respective taxon is treated in KEILBACH (1982).

2.2. Genera introduced on base of amber fossils

KEILBACH (1982) did not characterize genera introduced on base of amber fossils. In this supplementary catalogue each „amber genus“ is especially characterized by the additional reference of author's name and the year of publication. If several species of a new amber genus were described, the type species is given.

2.3. Supplements and corrections of the literature referred to by KEILBACH (1982)

2.3.1. Supplements and corrections of page numbers

The cited page number indicates the beginnig of the treatment of a taxon. Several pages are only cited if informations about a taxon are dispersed in a publication.

2.3.2. Supplements and corrections of figures

In this supplementary catalogue the figures of a publication are indicated and specified if all figures of the respective publication are cited. In cases where a single figure of a publication is added or corrected, only the figure number is cited.

2.3.3. Additional literature considered

Mecopteroidea in Baltic amber: Literature is also considered if fossil taxa are treated in connection with phylogenetic, taxonomic or ecological questions. In special cases also those publications are cited in which only genus names are mentioned without reference to published records. This was done in the case of genus names cited later on repeatedly as if they were safe records without referring to a corresponding publication or to the specimens actually observed (e. g. BACHOFEN-ECHT (1949) or HANDLIRSCH (1925)). References given in the present paper are thought to help in sorting out safe records from doubtful ones.

Mecopteroidea in ambers from other origin: As far as available, all literature is cited, also in cases when only the family is mentioned without further comment.

Mecopteroidea in copal: KEILBACH (1982) did not include fossils in copal but they are listed here. The bibliographical data are included in the additional bibliography.

2.3.4. Comments in square brackets

Comments in square brackets refer to corresponding data in KEILBACH (1982).

2.3.5. Citations marked by crosses

Additional bibliographical data not included in KEILBACH's bibliography, as well as data which are incorrect or require additional comments, are marked by a cross and are specified in the bibliographical addenda.

2.3.6. Statement of origin of amber

As the publication of KEILBACH (1982), the origin of amber is marked, apart from such literature which deals with fossils from Baltic amber. The reference „Balt.B." (for Baltic amber) is only given if the cited publication contains informations about fossils from ambers of different origin amoug others from Baltic amber.

Concerning the abbreviations of the regions of origin, I follow KEILBACH (1982: 162); additional regions of origin see page 4.

3. Katalog

DIPTERA

Nachtrag zu SPAHR (1985): Ergänzungen und Berichtigungen zu R. KEILBACHS Bibliographie und Liste der Bernsteinfossilien – Ordnung Diptera. – Stuttgarter Beitr. Naturk., Ser. B., Nr. 111.

Die hierzugehörigen Literaturangaben sind im Literatur-Nachtrag eingefügt.

A. Bernstein-Diptera

Ordnung Diptera

CASE 1982: Abb. 16/9–12, 28–29, 32–38 (S. 154, 160–165) (Diptera-Einschlüsse in Balt.B., Dom.B., N.Jers.B.); KULICKA 1984: 388; – 1985: 183, Abb. 6 (Diptere in balt. Bernst.); POINAR & HESS 1985: 222, Abb. 1–8 (Elektronenmikroskopische Aufnahmen von Gewebe u. Zellen einer Bernsteinfliege); WILLEMSTEIN 1987: 95–108 (Balt.B., Can.B., Lib.B.).

Fam. Anisopodidae

KULICKA 1985: 181; KULICKA et al. 1985: 107, 108, 109; SCHUMANN & WENDT 1989: 41 (Bitt.B.).

Fam. Asilidae

Protoloewinella SCHUMANN 1984

P. keilbachi SCHUMANN 1984
SCHUMANN & WENDT 1989: 41 (Bitt.B.).

Fam. Asteiidae

Succinasteia HENNIG 1969

S. carpenteri HENNIG 1969
MCALPINE, D. K. 1988a: 41.

Fam. Bibionidae

KULICKA 1985: 181; KULICKA et al. 1985: 107, 108, 109.

Fam. Bombyliidae

SCHUMANN & WENDT 1989: 42 (Bitt. B.); Zaitzev 1986: 815, Abb. 9 (Verbreitungskarte); – 1987: 150 (Balt.B., Sib.B.).

Amictites HENNIG 1966

A. regiomontana HENNIG 1966

ZAITZEV 1986: 820, Abb. 11 (Verbreitungskarte); – 1987: 155.

Glaesamictus HENNIG 1966

G. hafniensis HENNIG 1966

ZAITZEV 1986: 820, Abb. 11 (Verbreitungskarte); – 1987: 155.

Palaeoamictus MEUNIER 1916

P. spinosus MEUNIER 1916

ZAITZEV 1986: 820, Abb. 11 (Verbreitungskarte); – 1987: 155.

Paracorsomyza HENNIG 1966

P. crassirostris (LOEW 1850)

ZAITZEV 1986: 820, Abb. 10 (Verbreitungskarte); – 1987: 155.

Procyrtosia ZAITZEV 1986

ZAITZEV 1986: 817; – 1987: 152.

P. sukatshevae ZAITZEV 1986

ZAITZEV 1986: 817, Abb. 3+14E (Flügel); – 1987: 152, Abb. 3+14F. – (Sib.B.).

Proplatypygus HENNIG 1969

Typusart: *P. succineus* HENNIG 1969.
ZAITZEV 1986: 815, 822; – 1987: 150, 157.

P. rohdendorfi ZAITZEV 1986

ZAITZEV 1986: 815, Abb. 1, 5, 13A, 14V (Flügel, Kopf); – 1987: 150, Abb. 1, 5, 13A, 14C. – (Sib.B.).

P. succineus HENNIG 1969

ZAITZEV 1986: 816, Abb. 13B+14G (Kopf u. Flügel – Diagramm); – 1987: 150, Abb. 13B+14D.

Zarzia ZAITZEV 1986

ZAITZEV 1986: 818; – 1987: 152.

Z. zherichini ZAITZEV 1986

ZAITZEV 1986: 818, Abb. 6–8 (Flügel, Habitus, Kopf); – 1987: 152. – (Sib.B.).

Fam. Cecidomyiidae

GRIMALDI et. al. 1989: 22 (N.Jers.B); KULICKA 1985: 181; KULICKA et al. 1985: 107, 108, 109; SCHUMANN & WENDT 1989: 41 (Bitt.B.); WEITSCHAT 1987: 116, 117.

Fam. Ceratopogonidae

KULICKA 1985: 181; KULICKA et al. 1985: 107, 108, 109; MONTGOMERY DE MERETTE 1984: Abb. (S. 40) (Heleidae – in copula) (Dom.B.); SCHUMANN & WENDT 1989: 41 (Bitt.B.); SZADZIEWSKI 1988: 3 ff (Balt.B., Bitt.B., Can.B., Chin.B., Lib.B., N.Jers.B., Sib.B., Siz.B.).

Ceratopogoninae

Szadziewski 1988: 24, 25, 26, 236, 266 (Balt.B., Bitt.B., Can.B., Chin.B., Lib.B. (?), N.Jers.B., Sib.B., Siz.B.).

Ceratopogonini

Downes 1978: 58 (Can.B.); Szadziewski 1988: 9, 24, 27 (Best.-schl.), 50, 237, 243, 266 (Balt.B., Can.B., Sib.B., Siz.B.).

Culicoidini

Szadziewski 1988: 24, 26 (Best.-schl.), 27, 236, 243, 266 (Balt.B., Can.B., Lib.B. (?), N.Jers.B., Sib.B.).

Heteromyiini

Szadziewski 1988: 24, 27 (Best.-schl.), 174, 240, 243, 266.

Palpomyiini

Szadziewski 1988: 24, 27 (Best.-schl.), 180, 240, 243, 266 (Balt.B., Chin.B.).

Stilobezziini

Downes 1978: 58 (Can.B.); Szadziewski 1988: 9, 24, 26 (Best.-schl.), 109, 238, 243, 266 (Balt.B., Bitt.B., Can.B.).

Dasyheleinae

Szadziewski 1988: 24, 25, 224, 241, 243, 266.

Forcipomyiinae

Szadziewski 1988: 24, 25, 189, 240, 243, 266 (Balt.B., Can.B.).

Leptoconopinae

Kalugina 1977: 28 (Sib.B.); Szadziewski 1988: 9, 24, 25, 231, 233, 241, 243, 266 (Balt.B., Can.B., Sib.B.).

Alluaudomyia

Szadziewski 1988: 110 (Best.-schl.), 112, 238, 266.

A. succinea Szadziewski 1988

Szadziewski 1988: 112, Abb. 303–317 (Flagellum, Palpus, Tarsen, Flügel, Hypopygium).

? *Alluaudomyia* sp.A Szadziewski 1988

Szadziewski 1988: 112 (Best.-schl.), 114, Abb. 318–325 (Flagellum, Palpus, Tarsen, Flügel, Hypopygium).

Atrichopogon

Schumann & Wendt 1989: 41 (Bitt.B.); Szadziewski 1988: 222, 240, 266.

A. canadensis Boesel 1937 (Can.B.)*)

Szadziewski 1988: 26, 223, 240.

*) Gehört nach Szadziewski (1988) nicht zu dieser Gattung.

A. eocenicus Szadziewski 1988

Szadziewski 1988: 223, Abb. 709–713 (Habitus, Flagellum, Palpus, Tarsen, Flügel).

Atriculicoides Remm 1976

Szadziewski 1988: 28, 236.

A. squamiciliatus Remm 1976 (Sib.B.)

Szadziewski 1988: 28, 236 (irrtüml.: *A. squamaticrus*).

Baeohelea

B. taimyrica Remm 1976 (Sib.B.)
Siehe: *Leptohelea taimyrica* (Remm 1976).

Bezzia

Szadziewski 1988: 180 (Best.-schl.), 186, 240, 266.

B. eocenica Szadziewski 1988
Szadziewski 1988: 187, Abb. 600—607 (Flagellum, Vertex, Palpus, Setae von Scutum u. Scutellum, Beine, Klauen, Flügel).

Brachypogon

Schumann & Wendt 1989: 41 (Bitt.B.); Szadziewski 1988: 51, 52, 82, 237, 266.

Brachypogon (Brachypogon)
Szadziewski 1988: 51+52+82 (Best.-schl.), 90.

Brachypogon (Isohelea)
Szadziewski 1988: 51+52+82 (Best.-schl.), 83.

B. (Brachypogon) balticus Szadziewski 1988
Szadziewski 1988: 82 (Best.-schl.), 93, Abb. 240—250 (♂+♀ Flagellum, Palpen, Tarsen, Klauen, Flügel, Hypopygium).

B. (Brachypogon) eocenicus Szadziewski 1988
Szadziewski 1988: 82 (Best.-schl.), 91, Abb. 226—239 (♂+♀ Flagellum, Kopf, Palpen, Tarsen, Klauen, Flügel, Hypopygium, 9. Tergit).

B. (Brachypogon) frigidus (Remm 1976) (Sib.B.)
Szadziewski 1988: 90, 237.

B. (Brachypogon) gedanicus Szadziewski 1988
Szadziewski 1988: 82 (Best.-schl.), 95, Abb. 251—258 (♂+♀ Flagellum, Palpen, Tarsen, Flügel, Hypopygium).

B. (Isohelea) henningseni Szadziewski 1988
Szadziewski 1988: 82 (Best.-schl.), 89, Abb. 219—225 (Flagellum, Palpus, Tarsen, Radialzellen, Hypopygium).

B. (Isohelea) polonicus Szadziewski 1988
Szadziewski 1988: 82 (Best.-schl.), 88, Abb. 214—218 (Flagellum, Palpus, Radialzellen, Hypopygium).

B. (Isohelea) prominulus (Meunier 1904)
Szadziewski 1988: 82 (Best.-schl.), 83, Abb. 189—203 (♂+♀ Flagellum, Kopf, Palpen, Klauen, Flügel, Hypopygium).

B. (Isohelea) sp.A Szadziewski 1988
Szadziewski 1988: 82 (Best.-schl.), 86, Abb. 204—213 (Flagellum, Palpus, Tarsen, Flügel, Hypopygium).

? *Brachypogon* sp.
Szadziewski 1988: 12 (Siz.B.).

Ceratoculicoides

Szadziewski 1988: 52 (Best.-schl.), 102, 237, 266.

C. danicus Szadziewski 1988

Szadziewski 1988: 102, Abb. 275–280 (Habitus, Flagellum, Palpen u. Rüssel, Tarsen, Klauen, Flügel).

Ceratopalpomyia Szadziewski 1988

Szadziewski 1988: 110 (Best.-schl.), 171, 238, 266.

C. eocenica Szadziewski 1988

Szadziewski 1988: 173, Abb. 549–561 (♂+♀ Flagellum, Kopf, Palpen, Beinabschnitte, Flügel, Hypopygium).

Ceratopogon

Schumann & Wendt 1989: 41 (Bitt.B.); Szadziewski 1988: 51+52 (Best.-schl.), 237, 266.

C. anomalicornis Loew 1850

Siehe: *Serromyia anomalicornis* (Loew 1850).

C. aquilonius Boesel 1937 (Can.B.)

Szadziewski 1988: 53.

C. ceranowiczi Szadziewski 1988

Szadziewski 1988: 56, 57 (Best.-schl.), 77, Abb. 171–174 (Flagellum, Palpus, Tarsen, Hypopygium).

C. clunipes Loew 1850

Siehe: *Monohelea clunipes* (Loew 1850).

C. cothurnatulus Meunier 1904

Syn. von: *Physohelea obtusa* (Meunier 1904).

C. cothurnatus Meunier 1904

Siehe: *Neurohelea cothurnata* (Meunier 1904).

C. crypticus Szadziewski 1988

Szadziewski 1988: 56, 57 (Best.-schl.), 70, Abb. 139–145 (Palpus, Tarsen, Radialzellen, Hypopygium, 9. Tergit).

C. defectus Meunier 1904

Syn. von: *C. forcipiformis* Meunier 1904.

C. elongatus Meunier 1904.

Syn. von: *Serromyia spinigera* (Loew 1850).

C. eminens Meunier 1904

Szadziewski 1988: 56, 57 (Best.-schl.), 65, Abb. 115–126 (Flagellum, Palpus, Tarsen, Flügel, Hypopygium, 9. Tergit).

C. escheri Giebel 1856

Szadziewski 1988: 241.

C. falcatus Meunier 1904

Siehe: *Stilobezzia falcata* (Meunier 1904).

C. flagellus Meunier 1904

Syn. von: *Neurohelea cothurnata* (Meunier 1904).

C. forcipiformis MEUNIER 1904

Syn: *C. defectus* MEUNIER 1904.
SCHUMANN & WENDT 1989: 41 (Bitt.B.); SZADZIEWSKI 1988: 55 (Best.-schl.), 56, 57, 62, Abb. 79–95 (♂+♀ Flagellum, Palpen, Tarsen u. Klauen, Flügel, Hypopygium, Scutellum).

C. (Fanthamia) frigidus REMM 1976 (Sib.B.)

Siehe: *Brachypogon (Brachypogon) frigidus* (REMM 1976).

C. gedanicus SZADZIEWSKI 1988

SZADZIEWSKI 1988: 55 (Best.-schl.), 56, 74, Abb. 159–164 (Flagellum, Palpus, Tarsenglieder, Radialzellen, Hypopygium, 9. Tergit).

C. gracilitarsis MEUNIER 1904

Siehe: *Fossihelea gracilitarsis* (MEUNIER 1904).

C. grogani SZADZIEWSKI 1988

SZADZIEWSKI 1988: 55 (Best.-schl.), 56, 64, Abb. 20, 111–114 (Flagellum, Palpus, Tarsen, Hypopygium).

C. hennigi SZADZIEWSKI 1988

SZADZIEWSKI 1988: 55 (Best.-schl.), 56, 60, Abb. 96–102 (Flagellum, Tarsen, Klauen, Hypopygium).

C. lacus MEUNIER 1904

Siehe: *Mantohelea lacus* (MEUNIER 1904).

C. macronyx REMM 1976 (Sib.B.)

SZADZIEWSKI 1988: 53.

C. margaritae SZADZIEWSKI 1988

SZADZIEWSKI 1988: 56, 57 (Best.-schl.), 80, Abb. 183–188 (Flagellum, Palpen, Tarsen, Radialzellen, Hypopygium).

C. obtusus MEUNIER 1904

Siehe: *Physohelea obtusa* (MEUNIER 1904).

C. piotrowskii SZADZIEWSKI 1988

SZADZIEWSKI 1988: 56, 57 (Best.-schl.), 75, Abb. 165–170 (Flagellum, Palpus, Tarsen, Flügel, Hypopygium).

C. piriformis MEUNIER 1904

Siehe: *Forcipomyia (Euprojoannisia) piriformis* (MEUNIER 1904).

C. prominulus MEUNIER 1904

Siehe: *Brachypogon (Isohelea) prominulus* (MEUNIER 1904).

C. remmicolus SZADZIEWSKI 1988

SZADZIEWSKI 1988: 56, 57 (Best.-schl.), 71, Abb. 146–154 (Flagellum, Palpen, Tarsen, Radialzellen, Hypopygium, 9. Tergit).

C. ritzkowskii SZADZIEWSKI 1988

SZADZIEWSKI 1988: 56, 57 (Best.-schl.), 78, Abb. 175–182 (♂+♀ Flagellum, Palpen, Tarsen u. Klauen, Flügel, Hypopygium).

C. sinuosus MEUNIER 1904

Siehe: *Eohelea sinuosa* (MEUNIER 1904).

C. speciosus MEUNIER 1904

Siehe: *Culicoides (Oecacta) speciosus* (MEUNIER 1904).

C. spiniger Loew 1850
Siehe: *Serromyia spinigera* (Loew 1850).

C. spinosus Meunier 1904
Syn. von: *Stilobezzia falcata* (Meunier 1904).

C. tertiarius Szadziewski 1988
Szadziewski 1988: 55 (Best.-schl.), 56, 62, Abb. 103–110 (Flagellum, Palpen, Tarsen, Radialzellen, Hypopygium, 9. Tergit).

C. turbinatus Meunier 1904
Siehe: *Forcipomyia (F.) turbinata* (Meunier 1904).

C. unculus Meunier 1904
Siehe: *Forcipomyia (F.) uncula* (Meunier 1904).

Ceratopogon sp.A Szadziewski 1988
Szadziewski 1988: 55 (Best.-schl.), 56, 67, Abb. 127–132 (Flagellum, Palpus, Tarsen, 1. Radialzelle, Hypopygium).

Ceratopogon sp.B Szadziewski 1988
Szadziewski 1988: 55 (Best.-schl.), 56, 73, Abb. 155–158 (Tarsen, Radialzellen, Hypopygium).

Ceratopogon sp.C Szadziewski 1988
Szadziewski 1988: 56, 57 (Best.-schl.), 69, Abb. 133–138 (Tarsen, Hypopygium, 9. Tergit).

Ceratopogon sp. (Guérin-Méneville 1838) (Siz.B.)
Szadziewski 1988: 12.

Culicoides

Downes 1978: 58 (Can. B.); Schumann & Wendt 1989: 41 (Bitt.B.); Szadziewski 1988: 9, 29, 30, 236.

Culicoides (Oecacta)
Szadziewski 1988: 32.

C. (Oecacta) balticus Szadziewski 1988
Szadziewski 1988: 31 (Best.-schl.), 41, Abb. 48–55 (♂+♀ Flagellum u. Palpen, Tarsen, Flügel, Hypopygium).

C.? casei Grogan & Szadziewski 1988
Case 1982: 155, Abb. 16/12 (S. 154) (Habitus) (sub: Ceratopogonidae); Grimaldi et al. 1989: 22 (sub: ? *Culicoides* sp.); Grogan & Szadziewski 1988: 809, Abb. 1–2 (Habitus, Fühler, Taster, Tarsen, Radialzellen d. Flügels, Begattungsapp.); Szadziewski 1988: 9, 29 (sub: *Culicoides* sp.). – (N.Jers.B.).

C. (subg.?) *ceranowiczi* Szadziewski 1988
Szadziewski 1988: 31 (Best.-schl.), 45, Abb. 61–67 (Flagellum, Palpus, Tarsen, Flügel, Hypopygium).

C. (Oecacta) dasyheleiformes Szadziewski 1988
Szadziewski 1988: 31 (Best.-schl.), 36, Abb. 33–38 (Flagellum, Palpus, Macrotrichia, Microtrichia, Hypopygium).

C. (subg.?) *eoselficus* Szadziewski 1988
Szadziewski 1988: 31 (Best.-schl.), 43, Abb. 56–60 (Flagellum, Palpus, Tarsen, Hypopygium).

C. (subg.?) *gedanensis* Szadziewski 1988
Szadziewski 1988: 31 (Best.-schl.), 46, Abb. 68–75 (Flagellum, Palpus, Tarsus, Flügel, Hypopygium, 9. Tergit).

C. (subg.?) *prussicus* Szadziewski 1988
Szadziewski 1988: 31 (Best.-schl.), 48, Abb. 76–78 (Flagellum, Palpus, Hypopygium).

C. *(Oecacta) speciosus* (Meunier 1904)
Szadziewski 1988: 31 (Best.-schl.), 33, Abb. 21–32 (Habitus, Flügel, Kopf, Vertex, ♂+♀ Flagellum, Tarsen u. Tibia, Hypopygium).

C. *sphenostylus* Remm 1976 (Sib.B.)
Szadziewski 1988: 32.

C. *succineus* Remm 1976 (Sib.B.)
Grogan & Szadziewski 1988: 810; Szadziewski 1988: 32.

C. *(Oecacta) succivarius* Szadziewski 1988
Szadziewski 1988: 31 (Best.-schl.), 40, Abb. 43–47 (Flagellum, Palpus, Flügel, Hypopygium).

C. *(Oecacta)* sp.A Szadziewski 1988
Szadziewski 1988: 31 (Best.-schl.), 37, Abb. 39 (Hypopygium).

C. *(Oecacta)* sp.B Szadziewski 1988
Szadziewski 1988: 31 (Best.-schl.), 39, Abb. 40–41 (Hypopygium).

C. *(Oecacta)* sp.C Szadziewski 1988
Szadziewski 1988: 31 (Best.-schl.), 39, Abb. 42 (Hypopygium).

Culicoides sp. (N.Jers.B.)
Siehe: ? *Culicoides casei* Grogan & Szadziewski 1988.

Dasyhelea

Schumann & Wendt 1989: 41 (Bitt.B.); Szadziewski 1988: 224, 241.

D. *eodicryptoscenica* Szadziewski 1988
Szadziewski 1988: 226 (Best.-schl.), 228, Abb. 721–725 (Flagellum, Palpus, Radialzellen, Hypopygium, 9. Tergit).

D. *gedanica* Szadziewski 1988
Szadziewski 1988: 226, Abb. 714–720 (Habitus, Flagellum, Palpus, Tarsus, Flügel, Hypopygium).

D. *stanislavi* Szadziewski 1988
Szadziewski 1988: 226 (Best.-schl.), 230, Abb. 18, 726–735 (♂+♀ Flagellum, Palpen, Radialzellen, Flügelschüppchen, Samenkapsel, Hypopygium, 9. Tergit).

D. *tyrrelli* Boesel 1937 (Can.B.)*)
Szadziewski 1988: 225, 240.
*) Gehört nach Szadziewski (1988) nicht zu dieser Gattung.

Dasyhelea sp.A Szadziewski 1988
Szadziewski 1988: 226 (Best.-schl.), 229.

Eohelea Petrunkevitch 1957

Typusart: *E. stridulans* Petrunkevitch 1957 (= *Ceratopogon sinuosus* Meunier 1904).
Schumann & Wendt 1989: 41 (Bitt.B.); Szadziewski 1984: 37; — 1985: 124; — 1988: 110 (Best.-schl.), 159, 238, 266; Wirth et al. 1974: 602, 607 (Best.-schl.).

E. gedanica SZADZIEWSKI 1988

SZADZIEWSKI 1988: 161 (Best.-schl.), 165, Abb. 527–535 (Flagellum, Palpus, Tarsen, Klauen, Flügel, ♂+♀ Genitalapp.).

E. grogani SZADZIEWSKI 1988

SZADZIEWSKI 1988: 161 (Best.-schl.), 164, Abb. 526 (Flügel).

E. petrunkevitchi SZADZIEWSKI 1984

SZADZIEWSKI 1984: 37, Abb. 3–4 (Flügel); – 1985: 127, Abb. 21–25 (Flagellum, Palpus, Flügel, Beinabschnitte); – 1988: 161 (Best.-schl.), 163, Abb. 520–525 (Flagellum, Palpus, Tarsen, Klauen, Flügel, „Zellen" des Stridulationsfeldes).

E. sinuosa (MEUNIER 1904)

Syn: *E. stridulans* PETRUNKEVITCH 1957; *Eohelea* sp.A SZADZIEWSKI 1985; *Eohelea* sp.B SZADZIEWSKI 1985.

SCHUMANN & WENDT 1989: 41 (sub: *E. stridulans*) (Bitt.B.); SZADZIEWSKI 1984: 37, Abb. 1, 2, 5 (Habitus, Flügel) (sub: *E. stridulans*); – 1985: 124, Abb. 1–15 (Habitus, Flügel, ♂+♀ Flagellum, Palpen, Beine, Gonostylus) (sub: *E. stridulans*), 126, Abb. 16–18 (Flügel, Beine, Hypopygium) (sub: *Eohelea* sp. A), 127, Abb. 19–20 (Flagellum, Stridulationsorgan) (sub: *Eohelea* sp. B); – 1988: 161, 244, Abb. 19, 509–519 (♂+♀ Flagellum, Palpen, Vertex, Tarsen, Klauen, Flügel, ♂+♀ Genitalapp.) (Balt.B., Bitt.B.).

E. stridulans PETRUNKEVITCH 1957

Syn. von: *Eohelea sinuosa* (MEUNIER 1904).

Eohelea sp.A SZADZIEWSKI 1985

Siehe: *Eohelea sinuosa* (MEUNIER 1904).

Eohelea sp.B SZADZIEWSKI 1985

Siehe: *Eohelea sinuosa* (MEUNIER 1904).

Forcipomyia

SCHUMANN & WENDT 1989: 41 (Bitt.B.); SZADZIEWSKI 1988: 190, 241, 266 (Balt.B., Can.B.).

Forcipomyia (Euprojoannisia)

SZADZIEWSKI 1988: 206.

Forcipomyia (Forcipomyia)

SZADZIEWSKI 1988: 195.

Forcipomyia (Lasiohelea)

SZADZIEWSKI 1988: 192.

Forcipomyia (Phytohelea)

SZADZIEWSKI 1988: 214.

Forcipomyia (Trichohelea)

SZADZIEWSKI 1988: 212.

F. (Euprojoannisia) berendti SZADZIEWSKI 1988

SZADZIEWSKI 1988: 192 (Best.-schl.), 209, Abb. 666–670 (Palpus, Tarsen, Radialzellen, Hypopygium, 9. Tergit).

F. (Lasiohelea) cretea BOESEL 1937 (Can.B.)*)

SZADZIEWSKI 1988: 190, 193, 240.

*) Gehört nach SZADZIEWSKI (1988) nicht zu dieser Gattung.

F. (subg.?) *eobreviflagellata* Szadziewski 1988

Szadziewski 1988: 192 (Best.-schl.), 220, Abb. 703–708 (Flagellum, Kopf, Palpus, Tarsen, 2. Radialzelle, Hypopygium).

F. (Forcipomyia) eocostata Szadziewski 1988

Szadziewski 1988: 191 (Best.-schl.), 202, Abb. 643–647 (Flagellum, Palpen, Tarsen, Radialzellen).

F. (Phytohelea) eophytoheleana Szadziewski 1988

Szadziewski 1988: 192 (Best.-schl.), 215, Abb. 679–686 (Flagellum, Palpus, Tarsen, Klauen, Radialzellen, Hypopygium).

F. (Trichohelea) eotrichoheleana Szadziewski 1988

Szadziewski 1988: 191 (Best.-schl.), 213, Abb. 674–678 (Flagellum, Palpus, Tarsen, Klauen, Hypopygium).

F. (Forcipomyia) gedanicola Szadziewski 1988

Szadziewski 1988: 192 (Best.-schl.), 200, Abb. 632–642 (♂+♀+Intersex-Flagellum, Palpen, Tarsen, Radialzellen, Hypopygium).

F. (Lasiohelea) globosa Boesel 1937 (Can.B.)*)

Szadziewski 1988: 190, 193, 240.

*) Gehört nach Szadziewski (1988) nicht zu dieser Gattung.

F. (Euprojoannisia) henningseni Szadziewski 1988

Szadziewski 1988: 192 (Best.-schl.), 211, Abb. 671–673 (Palpus, Tarsen, Hypopygium).

F. (subg.?) *krzeminskii* Szadziewski 1988

Szadziewski 1988: 192 (Best.-schl.), 217, Abb. 687–696 (♂+♀ Flagellum, Kopf, Palpen, Tarsen, Radialzellen, Hypopygium).

F. (subg.?) *kulickae* Szadziewski 1988

Szadziewski 1988: 192 (Best.-schl.), 219, Abb, 697–702 (Flagellum, Palpus, Tarsus, Radialzellen, Hypopygium).

F. (Forcipomyia) lyneborgi Szadziewski 1988

Szadziewski 1988: 192 (Best.-schl.), 196, Abb. 617–623 (Flagellum, Kopf, 3. Tastersegment, Beine, Flügel, Hypopygium).

F. (Euprojoannisia) piriformis (Meunier 1904)

Szadziewski 1988: 192 (Best.-schl.), 207, Abb. 660–665 (♂+♀ Flagellum, Palpus, Tarsen, Radialzellen, Hypopygium).

F. (Forcipomyia) pseudomicrohelea Szadziewski 1988

Szadziewski 1988: 191 (Best.-schl.), 205, Abb. 656–659 (Flagellum, Palpen, Tarsen, Hypopygium).

F. (Lasiohelea) succinea Szadziewski 1988

Szadziewski 1988: 192 (Best.-schl.), 194, Abb. 608–614 (Flagellum, Palpus, Tarsus, Klauen, Flügel).

F. (Forcipomyia) turbinata (Meunier 1904)

Szadziewski 1988: 192 (Best.-schl.), 203, Abb. 648–651 (Flagellum, Palpen, Tarsen).

F. (Forcipomyia) uncula (Meunier 1904)

Szadziewski 1988: 192 (Best.-schl.), 198, Abb. 624–631 (♂+Intersex-Flagellum, Palpen, Tarsen, Radialzellen, Hypopygium).

F. (Lasiohelea) sp.A Szadziewski 1988

Szadziewski 1988: 192 (Best.-schl.), 194, Abb. 615–616 (Flagellum, Palpus).

F. (Forcipomyia) sp.B Szadziewski 1988

Szadziewski 1988: 191 (Best.-schl.), 204, Abb. 652–655 (Flagellum, Palpus, Tarsus, Empodium u. Klauen).

Fossihelea Szadziewski 1988

Szadziewski 1988: 51 (Best.-schl.), 104, 238, 266. –
Typusart: *Ceratopogon gracilitarsis* Meunier 1904.

F. gracilitarsis (Meunier 1904)

Szadziewski 1988: 105, Abb. 15, 281–297 (♂+♀ Flagellum, Palpen, Beine, Flügel, Scutellum, Hypopygium).

Fossihelea sp.A Szadziewski 1988

Szadziewski 1988: 105 (Best.-schl.), 107, Abb. 298–302 (Flagellum, Palpus, Beine, Radialzellen).

Gedanohelea Szadziewski 1988

Szadziewski 1988: 110 (Best.-schl.), 166, 239, 266. –
Typusart: *G. loewi* Szadziewski 1988.

G. loewi Szadziewski 1988

Szadziewski 1988: 167 (Best.-schl.), 168, Abb. 536–541 (Flagellum, Palpus, Beine, Flügel).

G. succinea Szadziewski 1988

Szadziewski 1988: 167 (Best.-schl.), 169, Abb. 542–545 (Flagellum, Palpus, Tarsen, Flügel).

G. wirthi Szadziewski 1988

Szadziewski 1988: 167, 170, Abb. 546–548 (Palpus, Tarsen, Flügel).

Johannsenomyia

J. cothurnata (Meunier 1904)

Siehe: *Neurohelea cothurnata* (Meunier 1904).

J. sinuosa (Meunier 1904)

Siehe: *Eohelea sinuosa* (Meunier 1904).

J. swinhoei Cockerell 1919 (Burm.B.)*)

Szadziewski 1988: 26, 181, 240.
*) Gehört nach Szadziewski (1988) nicht zu dieser Gattung.

Lasiohelea

Siehe: *Forcipomyia (Lasiohelea).*

Leptoconops

Szadziewski 1988: 232, 241 (Balt.B., Can.B., Sib.B.).

L. succineus Szadziewski 1988

Szadziewski 1988: 233, Abb. 16, 736–749 (Flügel, Habitus, ♂+♀ Flagellum, Palpen, Tibia, Tarsen, Klauen, Cercus, Hypopygium).

Leptohelea

SZADZIEWSKI 1988: 238.

L. taimyrica (REMM 1976) (Sib.B.)
SZADZIEWSKI 1988: 50, 238.

Mantohelea SZADZIEWSKI 1988

SZADZIEWSKI 1988: 110 (Best.-schl.), 144, 239, 266. —
Typusart: *Ceratopogon lacus* MEUNIER 1904.

M. gedanica SZADZIEWSKI 1988
SZADZIEWSKI 1988: 145 (Best.-schl.), 146, Abb. 446—450 (Flagellum, Palpus, Beine, Klauen).

M. lacus (MEUNIER 1904)
SZADZIEWSKI 1988: 145 (Best.-schl.), 146, Abb. 17, 436—445 (Radialzelle r1, Flagellum, Kopf, Palpus, Pronotum, Scutellum, Beine, Flügel).

Meunierohelea SZADZIEWSKI 1988

SZADZIEWSKI 1988: 110 (Best.-schl.), 148, 239, 266. —
Typusart: *M. nielseni* SZADZIEWSKI 1988.

M. gedanicola SZADZIEWSKI 1988
SZADZIEWSKI 1988: 150 (Best.-schl.), 153, Abb. 473—481 (♂+♀ Flagellum, Palpus, Tarsen, Radialzellen, Hypopygium).

M. nielseni SZADZIEWSKI 1988
SZADZIEWSKI 1988: 150, Abb. 451—472 (♂+♀ Flagellum, Palpen, Klauen, Flügel, Tarsen, Hypopygium, Samenkapsel).

M. wirthi SZADZIEWSKI 1988
SZADZIEWSKI 1988: 150 (Best.-schl.), 157, Abb. 501—503 (Flagellum, Tarsen, Hypopygium).

Meunierohelea sp.A SZADZIEWSKI 1988
SZADZIEWSKI 1988: 150 (Best.-schl.), 154, Abb. 482—488 (Habitus, Flagellum, Palpus, Tarsen, Klauen, Flügel).

Meunierohelea sp.B SZADZIEWSKI 1988
SZADZIEWSKI 1988: 150 (Best.-schl.), 155, Abb. 489—494 (Flagellum, Palpus, Tarsen, Klauen, Radialzellen, Samenkapsel).

Meunierohelea sp.C SZADZIEWSKI 1988
SZADZIEWSKI 1988: 150 (Best.-schl.), 156, Abb. 495—500 (Flagellum, Palpus, Radialzellen, Tarsen).

Monohelea

SCHUMANN & WENDT 1989: 41 (Bitt.B.); SZADZIEWSKI 1988: 110 (Best.-schl.), 127, 239, 266.

M. baltica SZADZIEWSKI 1988
SZADZIEWSKI 1988: 127 (Best.-schl.), 130, Abb. 378—382 (Flagellum, Palpus, Beine, Radialzellen, Hypopygium).

M. clunipes (LOEW 1850)
SZADZIEWSKI 1988: 127, Abb. 366—377 (♂+♀ Flagellum, Palpus, Scutum, Beine, Flügel).

Monohelea sp.A Szadziewski 1988

Szadziewski 1988: 127 (Best.-schl.), 131, Abb. 383–388 (Flagellum, Beine, Radialzellen, Hypopygium).

Nannohelea

Szadziewski 1988: 52 (Best.-schl.), 98, 238, 266.

N. eocenica Szadziewski 1988

Szadziewski 1988: 99 (Best.-schl.), 101, Abb. 271–273 (Flagellum, Palpus, Hypopygium).

N. grogani Szadziewski 1988

Szadziewski 1988: 99, Abb. 259–270 (♂+♀ Flagellum, Palpen, Beine, Flügel, Hypopygium, Habitus).

Nannohelea sp. (indet.)

Szadziewski 1988: Abb. 274 (S. 101) (Palpus).

Neurohelea

Szadziewski 1988: 174 (Best.-schl.), 175, 240, 266.

N. cothurnata (Meunier 1904)

Syn: *Ceratopogon flagellus* Meunier 1904.
Szadziewski 1988: 176, Abb. 562–569 (Flagellum, Palpus, Beine, Klauen, Flügel).

Palpomyia

Szadziewski 1988: 180 (Best.-schl.), 181, 240, 266.

P. jantari Szadziewski 1988

Szadziewski 1988: 182, Abb. 584–589 (Flagellum, Palpus, Beine, Klauen, Flügel).

P. riedeli Szadziewski 1988

Szadziewski 1988: 182 (Best.-schl.), 183, Abb. 590–593 (Flagellum, Palpus, Beine, Flügel).

P. succinea Szadziewski 1988

Szadziewski 1988: 182 (Best.-schl.), 185, Abb. 594–599 (Flagellum, Palpus, Scutum, Beine, Klauen, Hypopygium).

P. unca Hong 1981 (Chin.B.)

Szadziewski 1988: 181.

Physohelea

Szadziewski 1988: 174 (Best.-schl.), 176, 240, 266.

P. obtusa (Meunier 1904)

Syn.: *Ceratopogon cothurnatulus* Meunier 1904.
Szadziewski 1988: 177, Abb. 570–583 (Flagellum, Palpus, Beine, Flügel).

Protoculicoides Boesel 1937

Szadziewski 1988: 28, 237; Wirth et al. 1974: 602, 607 (Best.-schl.).

P. depressus Boesel 1937 (Can.B.)

Szadziewski 1988: 28, 191.

Serromyia

SCHUMANN & WENDT 1989: 41 (Bitt.B); SZADZIEWSKI 1988: 110 (Best.-schl.), 134, 239, 266.

S. anomalicornis (LOEW 1850)

SZADZIEWSKI 1988: 135 (Best.-schl.), 142, Abb. 428–435 (♂+♀ Flagellum, Palpus, Beine, Radialzellen, Hypopygium, 9. Tergit).

S. polonica SZADZIEWSKI 1988

SZADZIEWSKI 1988: 135, Abb. 389–395 (Habitus, Flagellum, Palpus, Beine).

S. spinigera (LOEW 1850)

Syn.: *Ceratopogon elongatus* MEUNIER 1904.
SZADZIEWSKI 1988: 135 (Best.-schl.), 140, Abb. 417–427 (♂+♀ Flagellum, Palpus, Beine, Flügel, Aedeagus u. Gonostylus).

S. succinea SZADZIEWSKI 1988

SZADZIEWSKI 1988: 135 (Best.-schl.), 136, Abb. 396–406 (Flagellum, Palpus, Beine, Radialzellen, Hypopygium).

Serromyia sp.A SZADZIEWSKI 1988

SZADZIEWSKI 1988: 135 (Best.-schl.), 138, Abb. 407–409 (Flagellum, Beine, Radialzellen).

Serromyia sp.B SZADZIEWSKI 1988

SZADZIEWSKI 1988: 135 (Best.-schl.), 139, Abb. 410–416 (Flagellum, Palpus, Beine, Radialzellen, Hypopygium).

Stilobezzia

SCHUMANN & WENDT 1989: 41 (Bitt.B.); SZADZIEWSKI 1988: 110 (Best.-schl.), 116, 239, 266.

St. falcata (MEUNIER 1904)

Syn. *Ceratopogon spinosus* MEUNIER 1904.
SZADZIEWSKI 1988: 117, Abb. 326–340 (♂+♀ Flagellum, Kopf, Palpus, Beine, Flügel, Hypopygium).

Stilobezzia sp.A SZADZIEWSKI 1988

SZADZIEWSKI 1988: 117 (Best.-schl.), 120, Abb. 341–349 (♂+♀ Flagellum, Palpen, Tarsen, Radialzellen, Teile d. Hypopygium).

Stilobezzia sp.B SZADZIEWSKI 1988

SZADZIEWSKI 1988: 117 (Best.-schl.), 121, Abb. 350–353 (Flagellum, Palpus, Tarsen, Flügel).

Stilobezzia sp.C SZADZIEWSKI 1988

SZADZIEWSKI 1988: 117 (Best.-schl.), 122, Abb. 354–359 (Flagellum, Palpus, Tarsen, Flügel).

Stilobezzia sp.D SZADZIEWSKI 1988

SZADZIEWSKI 1988: 117 (Best.-schl.), 124, Abb. 360–362 (Flagellum, Tarsen, Flügel).

Stilobezzia sp.E SZADZIEWSKI 1988

SZADZIEWSKI 1988: 117 (Best.-schl.), 124, Abb. 363–365 (Flagellum, Tarsen, Flügel).

Wirthohelea SZADZIEWSKI 1988

SZADZIEWSKI 1988: 110 (Best.-schl.), 158, 239, 266.

W. trifida SZADZIEWSKI 1988
SZADZIEWSKI 1988: 159, Abb. 504–508 (Flagellum, Palpus, Tarsen, Klauen, Flügel).

Fam. Chaoboridae

KULICKA 1985: 181; KULICKA et al. 1985: 107, 108, 109; SCHUMANN & WENDT 1989: 41 (Bitt.B.).

Fam. Chironomidae

ASHE et al. 1987: 50; KULICKA 1985: 181; KULICKA et al. 1985: 107, 108, 109; MEDER 1987: Abb. 6 (S. 45) (Zuckmückenpärchen – in copula) (Dom.B.); SCHUMANN & WENDT 1989: 41 (Bitt.B.); WEITSCHAT 1987: 116, 117.

Orthocladiinae sp. GROGAN & SZADZIEWSKI 1988
CASE 1982: 155, Abb. 16/9–11 (sub: Chironomiden-Einschlüsse in N.Jers.B.); GRIMALDI et al. 1989: 22, Abb. 12 (2 ♂♂ der Orthocladiinae in N.Jers.B.); GROGAN & SZADZIEWSKI 1988: 809. – (N.Jers.B.).

Fam. Culicidae

KULICKA et al. 1985: 107; LUTZ 1985: 270 (Dom.B.).

Culex

C. erikae SZADZIEWSKI & SZADZIEWSKA 1985
SZADZIEWSKI & SZADZIEWSKA 1985: 513, Abb. 1–10 (Habitus, Kopf, Flagellum, Palpus, Kopfschuppe, Flügel, Flügelschuppen, Klauen u. Pulvillen d. Vorderbeines, 5. Tarsenglied d. Mittelbeines).

Fam. Diopsidae

SCHUMANNN & WENDT 1989: 42 (Bitt.B.).

Fam. Dixidae

KULICKA 1985: 181; KULICKA et al. 1985: 107, 109; SCHUMANN & WENDT 1989: 41 (Bitt.B.).

Fam. Dolichopodidae

REINICKE 1986: 2 Farbaufn. (S. 31 u. 32) (Dolichopodidae – Einschlüsse in Balt.B.); SCHÜRMANN 1989: Farbaufn. (S. 14) (Massenfang von Langbeinfliegen in Dom.B.); SCHUMANN & WENDT 1989: 42 (Bitt.B.); WEITSCHAT 1987: 117, Abb. 3–4 (Habitus); WITZTUM & PARTHASARATHY 1985: 676, Abb. 1–4 (Elektronenmikroskopische Aufnahme: Habitus, Komplexauge, Flügelausschnitt) (Unsichere Bestimmung).

Fam. Drosophilidae

GRIMALDI 1988: 202 (Balt., Dom.B., Mex.B.).

Drosophilinae Species A GRIMALDI 1987
GRIMALDI 1987: 20, 22 (Best.-schl.), Abb. 42–49 (Kopf, Abdomen, Flügel, Habitus) (Dom.B.).

Drosophilinae Species B Grimaldi 1987

Grimaldi 1987: 20, 22 (Best.-schl.), Abb. 50–56 (Kopf, Kopf mit Thorax, Flügel, Beine, Abdomen) (Dom.B.).

Chymomyza

Ch. primaeva Grimaldi 1987

Grimaldi 1987: 3, 22 (Best.-schl.), Abb. 1–4 (Kopf, Habitus, Abdomen) (Dom.B.).

Drosophila

D. (Hirtodrosophila) paleothoracis Grimaldi 1987

Grimaldi 1987: 9, 22 (Best.-schl.), Abb. 17–24 (Kopf, Thorax, Abdomenende, Flügel, Habitus) (Dom.B.).

D. (Drosophila?) poinari Grimaldi 1987

Grimaldi 1987: 7, 22 (Best.-schl.), Abb. 9–11, 14–16 (Kopf, Kopf mit Thorax, Abdomen, Habitus); – 1988: Abb. 8/12 (S. 203) (Habitus). – (Dom.B.).

D. (Drosophila?) succini Grimaldi 1987

Grimaldi 1987: 5, 22 (Best.-schl.), Abb. 6–8, 12–13 (Kopf, Flügel, Abdomenende, Habitus) (Dom.B.).

Drosophila sp.

Poinar 1984: 201, Abb. 1A (*Drosophila* umgeben von zahlreichen parasitischen Nematoden (Allantonematidae)), Abb. 2B (Vergr. Ausschnitt: 2 Parasiten beim Herauskriechen aus dem Abdomen) (Dom.B.).

Electrophortica Hennig 1965

Grimaldi 1988: 202.

E. succini Hennig 1965

Grimaldi 1987: 5, 22; – 1988: 202.

Miomyia Grimaldi 1987

Grimaldi 1987: 10, 22.

M. io Grimaldi 1987

Grimaldi 1987: 12, 22 (Best.-schl.), Abb. 29–32 (Habitus, Hypopygium, Kopf) (Dom.B.).

Neotanygastrella

Grimaldi 1988: 202 (Mex.B.).

N. wheeleri Grimaldi 1987

Grimaldi 1987: 14, 22 (Best.-schl.), Abb. 25–27 (Flügel, Thorax, Kopf) (Mex.B.).

Protochymomyza Grimaldi 1987

Grimaldi 1987: 15.

P. miocena Grimaldi 1987

Grimaldi 1987: 15, 22 (Best.-schl.), Abb. 33–37 (Habitus, Hypopygium) (Dom.B.).

Scaptomyza

S. dominicana Grimaldi 1987

Grimaldi 1987: 16, 22 (Best.-schl.), Abb. 38–41 (Habitus, Kopf, Flügel) (Dom.B.).

Fam. Empididae

Schumann & Wendt 1989: 42 (Bitt.B.).

Empididae sp. Hennig 1978 (Öst.B.)
Ponomarenko & Schultz 1988: 23.

Fam. Limoniidae

Krzemiński 1985a: 113; Kulicka 1984: 388; – 1985: 181; Kulicka et al. 1985: 107, 109.

Eriopterinae
Krzemiński 1985a: 113.

Hexatominae
Krzemiński 1985a: 113.

Lechriinae
Krzemiński 1985a: 113.

Limoniinae
Krzemiński 1985a: 113.

Cheilotrichia

Ch. (Empeda) axillaris (Alexander 1931)
Schumann & Wendt 1989: 41 (Bitt.B.).

Ch. (Empeda) minuta (Meunier 1899)
Schumann & Wendt 1989: 41 (Bitt.B.).

Ch. (Empeda) sp.
Schumann & Wendt 1989: 41 (Bitt.B.).

Dicranomyia

Krzemiński 1985a: 113.

D. lobata Meunier 1906
Schumann & Wendt 1989: 41 (Bitt.B.).

D. sinuata Meunier 1916
Krzemiński 1985a: 114, Abb. 1–2 (Flügel, Hypopygium).

Dicranoptycha

D. electrina Alexander 1931
Krzemiński 1985a: 114, Ab. 3–4 (Flügel, Hypopygium).

Helius

Krzemiński 1985a: 115.

H. abditus Krzemiński 1985
Krzemiński 1985a: 116, Abb. 9–10 (Flügel, Kopf).

H. pulcher Meunier 1906
Krzemiński 1985a: 115, Abb. 8 (Kopf – nach Meun. 1906).

Helius sp.
Krzemiński 1985a: 116, Ab. 11 (Kopf).

Limonia

L. albertensis KRZEMIŃSKI & TESKEY 1987
KRZEMIŃSKI & TESKEY 1987: 891, Abb. 3, 7, 8a–c (Flügel, Hypopygium) (Can.B.).

L. sinuata (MEUNIER 1916)
Siehe: *Dicranomyia sinuata* MEUNIER 1916.

Macalpina KRZEMIŃSKI & TESKEY 1987

KRZEMIŃSKI & TESKEY 1987: 888.

M. incomparabilis KRZEMIŃSKI & TESKEY 1987
KRZEMIŃSKI & TESKEY 1987: 890, Abb. 2, 6 (Flügel, Hypopygium) (Can.B.).

Palaeopoecilostola MEUNIER 1899

P. longicornis parallela ALEXANDER 1931
SCHUMANN & WENDT 1989: 41 (Bitt.B.).

Pseudolimnophila

P. siciliana KRZEMIŃSKI & SKALSKI 1983
KRZEMIŃSKI & SKALSKI 1983: 303, Abb. 1a–b, 2a–b (Kopf, Flügel) (Siz.B.).

Rhabdomastix

R. (Palaeogonomyia) elegantula (MEUNIER 1906)
SCHUMANN & WENDT 1989: 41 (Bitt.B.).

R. (Palaeogonomyia) pulcherrima (MEUNIER 1906)
SCHUMANN & WENDT 1989: 41 (Bitt.B.).

R. (Palaeogonomyia) sp.
SCHUMANN & WENDT 1989: 41 (Bitt.B.).

R. (Sacandaga) sp.
SCHUMANN & WENDT 1989: 41 (Bitt.B.).

Tanysphyra LOEW 1850

T. meunieri (COCKERELL 1909)
SCHUMANN & WENDT 1989: 41 (Bitt.B.).

Thaumastoptera

KRZEMIŃSKI 1985a: 114.

T. ryszardi KRZEMIŃSKI 1985
KRZEMIŃSKI 1985a: 115, Abb. 5–7 (Flügel, Hypopygium, Fühler).

Trichoneura LOEW 1850

KRZEMIŃSKI & TESKEY 1987: 887, 888 (Balt.B., Bitt.B.); SCHUMANN & WENDT 1989: 41 (Bitt.B.).

T. (Trichoneura) canadensis KRZEMIŃSKI & TESKEY 1987
KRZEMIŃSKI & TESKEY 1987: 888, Abb. 1, 4, 5 (Flügel, Kopf, Hypopygium) (Can.B.).

T. vulgaris LOEW 1850
SCHUMANN & WENDT 1989: 41 (Bitt.B.).

Fam. Milichiidae

? Milichiidae sp.
GRIMALDI et al. 1989: 22 (N.Jers.B.).

Fam. Mycetophilidae

KULICKA 1985: 181; KULICKA et al. 1985: 107, 108, 109; SCHUMANN & WENDT 1989: 41 (Bitt.B.); WEITSCHAT 1987: 116, 117.

Fam. Neurochaetidae

Antholusia HENNIG 1965

MCALPINE, D. K. 1978: 273 ff, 278 (Best.-schl.); – 1988a: 31 ff; – 1988b: 59 ff.

A. gephyrea HENNIG 1965
MCALPINE, D. K. 1988a: 33, 35, 37; – 1988b: 62, 69.

A. remotinervis HENNIG 1969
MCALPINE, D. K. 1988a: 35.

Fam. Phoridae

SCHUMANN & WENDT 1989: 42 (Bitt.B.).

Dohrniphora

D. poinari DISNEY 1987
DISNEY 1987: 377, Abb. 1 (Habitus) (Dom.B.).

? *Dohrniphora* sp.
GRIMALDI et al. 1989: 22, Abb. 13g (Habitus) (N.Jers.B.).

Megaselia

DISNEY 1987: 378.

M. amberae DISNEY 1987
DISNEY 1987: 378 (Dom.B.).

M. bernsteinae DISNEY 1987
DISNEY 1987: 378 (Dom.B.).

M. dominicana DISNEY 1987
DISNEY 1987: 378, Abb. 2 (Habitus) (Dom.B.).

Metopina

M. goeleti GRIMALDI 1989
GRIMALDI 1989: 68, Abb. 8 (Habitus); GRIMALDI et al. 1989: 22, Abb. 13f (Habitus). – (N.Jers.B.).

Metopina sp. GRIMALDI 1989 (Mex.B.)
GRIMALDI 1989: 65, Abb. 1–5 (Habitus, Kopf u. Notum).

Metopina sp. GRIMALDI 1989 (Dom.B.)
GRIMALDI 1989: 65, Abb. 6–7 (Vorder- u. Seitenansicht, ohne Abdomen).

Prioriphora McAlpine & Martin 1966

P. canadambra McAlpine & Martin 1966 (Can.B.)
Grimaldi 1989: 69.

Sciadophora McAlpine & Martin 1966

S. bostoni McAlpine & Martin 1969 (Can.B.)
Grimaldi 1989: 69.

Fam. Psychodidae

Kulicka 1985: 181; Kulicka et al. 1985: 107, 109; Schumann & Wendt 1989: 41 (Bitt.B.); Weitschat 1987: 116; Whalley 1988: Abb. 1 (Psychodidae – Einschluß in Libanon-Bernstein).

Fam. Rachiceridae

Electra Loew 1850

Siehe: *Trecela* nom. nov.

Trecela Carpenter 1985
(nom. nov. pro *Electra* Loew 1850 – non Stevens 1831)

Carpenter 1985: 576.

T. formosa (Loew 1850)
Carpenter 1985: 576.

Fam. Rhagionidae

Schumann & Wendt 1989: 42 (Bitt.B.); Weitschat 1987: 117.

Fam. Scatopsidae

Kulicka 1985: 181; Kulicka et al. 1985: 107, 108, 109; Schumann & Wendt 1989: 41 (Bitt.B.).

Fam. Sciaridae

Grimaldi et al. 1989: 19 (Can.B., Lib.B., N.Jers.B.); Kulicka 1985: 181; Kulicka et al. 1985: 107, 108, 109; Reinicke 1986: Farbaufn. (S. 33) (Trauermückenschwarm in Balt.B.); Schumann & Wendt 1989: 41 (Bitt.B.); Weitschat 1987: 117.

Sciaridae gen. spec. (Can.B.)
Grimaldi et al. 1989: 19.

Sciaridae gen. spec. (N.Jers.B.)
Grimaldi et al. 1989: 19, Abb. 11 (Habitus, Flügel).

Sciara

S. defectuosa Meunier 1904
Grimaldi et al. 1989: 19.

Fam. Simuliidae

Kulicka 1985: 181; Kulicka et al. 1985: 107, 108, 109; Schumann & Wendt 1989: 41 (Bitt.B.).

Fam. Syrphidae

Schumann & Wendt 1989: 42 (Bitt.B.).

Fam. Tanyderidae

Kulicka et al. 1985: 107.

Fam. Tipulidae

Kulicka 1985: 181; Kulicka et al. 1985: 106, 107, 109.

Tipula

Schumann & Wendt 1989: 41 (Bitt.B.).

Fam. Trichoceridae

Krzemiński 1985b: 119; Kulicka 1985: 181; Kulicka et al. 1985: 106, 107, 109.

Trichocera

Schumann & Wendt 1989: 41 (Bitt.B.).

T. (Oligotrichocera) ? *antiqua* Dahl 1971
Krzemiński 1985b: 119, Abb. 1–3 (Fühler, Palpus, Flügel).

B. Kopal-Diptera

Case 1982: Abb. 16/52 (S. 167) (Diptera-Einschluß in Tanzania Kopal).

LEPIDOPTERA

A. Bernstein-Lepidoptera

Ordnung Lepidoptera

Acra et al. +1972: 77 (moths) (Lib.B.); Ander 1942: 18, 35; Andrée 1937: 58; – 1951: 54; Bachofen-Echt +1935: Abb. 507 (S. 606) (aufgebrochene Puppenhülle), Abb. 519+520 (S. 612+613) (Kleinschmetterling, Schuppen); – 1949: 144, Abb. 131 (S. 141) („mottenähnlicher Kleinschmetterling"), Abb. 133 (S. 148) (aufgebrochene Puppenhülle – wie Bachofen-Echt 1935: Abb. 507); Baroni Urbani & Saunders +1983: 216 (Dom.B.); Brues 1933a: 401; Case +1982: Abb. 16/27 A–D (S. 160) (2 Lepidopteren-Einschlüsse) (Dom.B.); Common +1975: 184 (Balt.B., Can.B.); Danilevskij & Martynova +1962: 303–307; Durham & Hurd +1957: 1824 (moths) (Mex.B.); Handlirsch 1906–1908: 920–928; Hurd & Smith 1957: 7 (moths) (Mex.B.); Istrati +1898: 273 (Rum. B.); Klebs 1910: 226 (Microlepidoptera); Kristensen +1981: 412 (Can.B., Franz.B., Lib.B., Sib.B.); Kulicka +1984: 98 (388)*); – +1985: 181; Kuznecov +1941: 1 ff; Larsson 1962: 324, 326; – 1965: 140; – 1978: 122, 149, 187; Leestmans +1980: 140; Rebel 1937: 1 ff; Rodendorf & Žerichin +1974: Abb. 6 (S. 90) (Diagramm: Zunahme der Vertreter einiger Insektengruppen während der Unteren Kreide und des Paläogens; Nr. 5: Schmetterlinge) (Balt.B., Can.B., Sib.B.); Schlee 1972: 463 (Lib.B.); – +1980: Farbtaf. 30 (S. 49) (Kopf: Rollrüssel – im Vergleich mit Rüssel von Stechmücke und Fliege) (Dom.B.); – +1984: 63 (Dom.B.); Schlee & Glöckner +1978: 21, 27, 33, 35, Taf. 5 (Dominikanisches Bernsteinstück mit Einschluß zahlreicher verschiedener Insektengruppen u. a. auch Lepidoptera)

(Balt.B., Can.B., Dom.B., Mex.B.); SCHLÜTER +1978: 90, 130 (Can.B., Franz.B., Lib.B., Sib.B.); SCHLÜTER & KÜHNE 1975: Abb. 4 (S. 310) (Raupe); SCHUMANN & WENDT +1989: 42 (Bitt.B.); SCUDDER 1891: 671–682; SKALSKI 1973b: 647 ff (Balt.B., Burm.B., Can.B., Mex.B.); — 1976: 154 ff (Balt.B., Burm.B., Can.B., Dom.B., Franz.B., Lib.B., Mex.B., Sib.B.); — +1977: 3 ff (Balt.B., Burm.B., Can.B., Mex.B.); — +1979b: 61 (Balt.B., Burm.B., Can.B., Franz.B., Lib.B., Sib.B.); — +1979 c+e: 90 (206) (Burm.B., Can.B., Franz.B., Lib.B., Sib.B.); — +1979d: 279; — +1984: 8; — +1985b: 207; — +1985c: 216 (Siz.B.); WEITSCHAT +1987: 117; WHALLEY +1986: 253 (Can.B., Franz.B., Lib.B., Sib.B.); ŽERICHIN +1978: 13 (Lib.B.), 72 (Franz.B.), 85 (Sib.B.), 98 (Can.B.), 114 (Burm.B.), 118 (Sach.B.); ŽERICHIN & SUKAČEVA +1973: Tab. 2 (S. 15) (Balt.B., Can.B., Sib.B.), Tab. 4 (S. 20) (Sib.B.), Tab. 9 (S. 38) (Sib.B.).

*) Die Publikation hat jeweils 2 verschiedene Seitenangaben (Seitenzahlen).

Lepidoptera Inkluse 1 SKALSKI 1977 [Fehlt in KEILBACH 1982]
SKALSKI +1977: 20, Taf. IV Fig. 2 (Kopf).

Lepidoptera Inkluse 2 SKALSKI 1977 [Fehlt in KEILBACH 1982]
SKALSKI +1977: 20, Taf. VIII (Habitus, Teil des Flügels).

Lepidoptera Inkluse 3 SKALSKI 1977 [Fehlt in KEILBACH 1982]
SKALSKI +1977: 21, Abb. 18, Taf. IX (Teil des Hinterbeines, sichtbarer Teil des Genitalapp., Flügel).

Lepidoptera Inkluse 4 SKALSKI 1977 [Fehlt in KEILBACH 1982]
SKALSKI +1977: 21, Taf. X (Habitus).

Microlepidoptera-Larve MACKAY [nicht: MC KAY] 1970
[In KEILBACH 1982: 317 (sub: Minierender Kleinschmetterling)]
KRISTENSEN +1981: 412 (sub: ? Tineoidea); SKALSKI +1979c+e: 90 (206) (sub: Tineoidea); WHALLEY +1986: 258, Abb. 3 (Kopfkapsel — wie MACKAY 1970, Abb. 1a–c); ŽERICHIN +1978: 98. — (Can.B.).

Lepidopteren-Larvensack REBEL 1934
[In KEILBACH 1982: 314 (sub: Coleophoridensack?)]
KUZNECOV +1941: 12, 69; LARSSON 1978: 123.

? Lepidoptera incertae sedis SKALSKI 1974 [Fehlt in KEILBACH 1982]
SKALSKI 1974: 103, Abb. 11 (Habitus).

Untergruppen

Heteroneura

SKALSKI +1979c+e: 90 (206) (Can.B., Sib.B.).

Homoneura

SKALSKI +1979c+e: 90 (206) (Franz.B., Lib.B., Sib.B.).

Homoneura spec. SKALSKI 1976 [In KEILBACH 1982: 317]
SKALSKI 1976 (zusätzl. S.-angaben): 204, 224; — +1979b: 63, Abb. 1 (Flügel, Genitalapp.) (sub: Lophocornid like specimen); WHALLEY +1986: 259, Abb. 7 (Flügel, Genitalapp. — nach SKALSKI 1979b) (sub: „Lophocornid-like“ moth). — (Sib.B.).

Zeugloptera*)

KRISTENSEN +1981: 412 (Franz.B.).

*) Siehe auch unter Fam. Micropterygidae.

Überfamilien

Tineoidea

? Tineoidea-Larve MacKay 1970 (Can.B.)
Siehe unter Ordnung Lepidoptera: Microlepidoptera-Larve MacKay 1970.

Familien

Fam. Adelidae

Ander 1942: 19; Andrée 1951: 54; Bachofen-Echt 1949: 149; Danilevskij & Martynova +1962: 304; Kuznecov +1941: 70, 82; Rebel +1936b: 520; – 1937: 2; Skalski 1975: 161; – 1976: 201, 207.

Adela

A. kuznetzovi Kozlov 1987
Kozlov +1987a+b: 59 (57), Abb. 1a (Habitus).

A. similis Kozlov 1987
Kozlov +1987a+b: 60 (58), Abb. 1b (Habitus).

Adelites Rebel 1934

Bachofen-Echt 1949: 149, Abb. 132 (Schuppen); Kuznecov +1941: 71, 83; Larsson 1978: 124; Rebel 1934a: 373; – 1934b: 15. –
Typusart: *A. electreella* Rebel 1934.

A. electreella [nicht: *electrella*] Rebel 1934 [In Keilbach 1982: 313]
Skalski 1976 (Berichtigung der S.-angabe): 201 [nicht: 200].

A. purpurascens Rebel 1936 [nicht: 1935] [In Keilbach 1982: 313]
Rebel +1936a [nicht: 1935]; Skalski 1976 (Berichtigung der S.-angabe): 201 [nicht: 200].

A. serraticornella Rebel 1936 [nicht: 1935] [In Keilbach 1982: 313]
Rebel +1936a [nicht: 1935]; Skalski 1976 (Berichtigung der S.-angabe): 201 [nicht: 200].

Fam. Arctiidae

Bachofen-Echt 1949: 146, 150; Handlirsch +1925: 272.

Arctia

Ander 1942: 18; Andrée 1951: 54; Bachofen-Echt +1928c: 48; – 1949: 146, 147, 150; Handlirsch 1906–1908: 923 (sub: (*Arctia*) sp. Klebs); Klebs 1890: 270; Kuznecov +1941: 11, 12, 68; Schepdael +1974: 15, 18.

Fam. Argyresthiidae

Skalski 1975: 161; – 1976: 201.

Argyresthites Rebel 1934

Kuznecov +1941: 71; Larsson 1978: 124; Rebel 1934b: 5. –
Typusart: *A. succinella* Rebel 1934.

A. balticella REBEL 1936 [nicht: 1935] [In KEILBACH 1982: 315]
REBEL +1936a [nicht: 1935]; SKALSKI 1976: 201.

A. succinella REBEL 1934
Siehe in KEILBACH 1982: 315.

Fam. Chrysoesthiidae

Siehe Fam. Heliodinidae.

Fam. Cosmopterygidae

SKALSKI 1976: 199 (Mex.B.).

Fam. Elachistidae

ANDRÉE 1951: 54; BACHOFEN-ECHT 1949: 147, 150; KUZNECOV +1941: 71, 83; SKALSKI 1976: 202.

Anybia

BACHOFEN-ECHT 1949: 150.

Anybia (?) *cuprella* REBEL 1934
Siehe in KEILBACH 1982: 315.

Elachistites KOZLOV 1987

KOZLOV +1987a+b: 64 (61). –
Typusart: *E. inclusus* KOZLOV 1987.

E. inclusus KOZLOV 1987
KOZLOV +1987a+b: 64 (61), Abb. 4a (Habitus).

E. sukatshevae KOZLOV 1987
KOZLOV +1987a+b: 66 (63), Abb. 4b, v (4b–c) (Habitus).

Microperittia KOZLOV 1987

KOZLOV +1987a+b: 66 (63).

M. prabosciphera KOZLOV 1987
KOZLOV +1987a+b: 66 (63), Abb. 4g, d (4d–e) (Habitus, Flügel).

Palaeoelachista KOZLOV 1987

KOZLOV +1987a+b: 67 (63).

P. traugottolseni KOZLOV 1987
KOZLOV +1987a+b: 67 (64), Abb. 4e (4f) (Habitus).

Praemendesia KOZLOV 1987

KOZLOV +1987a+b: 67 (64).

P. minima KOZLOV 1987
KOZLOV +1987a+b: 67 (64), Abb. 4zh (4g) (Habitus).

Fam. Eriocraniidae

DANILEVSKIJ & MARTYNOVA +1962: 303; KUZNECOV +1941: 70, 82; SKALSKI 1975: 161, 204; – 1976: 199, 207.

Dyseriocrania

D. perveta (COCKERELL 1919)
Siehe unter Fam. Micropterygidae: *Sabatinca perveta.*

Electrocrania KUZNECOV 1941

KUZNECOV +1941: 19, 71.

E. immensipalpa KUZNECOV 1941 [In KEILBACH 1982: 313]
DANILEVSKIJ & MARTYNOVA +1962: Abb. 957 (S. 303) (Habitus – nach KUZNECOV 1941); KUZNECOV +1941 (zusätzl. S.-angabe): 68.

Mnemonica

M. perveta (COCKERELL 1919)
Siehe unter Fam. Micropterygidae: *Sabatinca perveta.*

Fam. Ethmiidae

SKALSKI 1976: 199 (sub: Ethmiidae?) (Mex.B.).

Fam. Gelechiidae

DANILEVSKIJ & MARTYNOVA +1962: 306; KUZNECOV +1941: 70, 83; SKALSKI 1975: 161, Abb. 4 (S. 159) (Gelechiidae-Einschluß in Mexikan. Bernstein) (Balt.B., Mex.B.); – 1976: 199, 203, 207, Abb. 20 (S. 227) (Habitus – wie SKALSKI 1975, Abb. 4) (Balt.B., Mex.B.).

Gelechiodeorum gen. et sp. Nr. 1 und Nr. 2 KUZNECOV 1941
Siehe in KEILBACH 1982: 316.

Fam. Geometridae

Angerona

A. electrina GIEBEL 1862
Siehe unter Kopal-Lepidoptera.

Fam. Gracillariidae

Gracillariites KOZLOV 1987

KOZLOV +1987a+b: 67 (65). –
Typusart: *G. lithuanicus* KOZLOV 1987.

G. lithuanicus KOZLOV 1987
KOZLOV +1987a+b: 68 (65), Abb. 5a (Habitus).

G. mixtus KOZLOV 1987
KOZLOV +1987a+b: 68 (65), Abb. 5b, v (5b–c) (Habitus, Kopf).

Fam. Heliodinidae
(Chrysoesthiidae)

KOSMOWSKA-CERANOWICZ & POPIOŁEK +1981: Abb. 9 (S. 10) (Darstellung nicht erkennbar); SKALSKI 1975: 161, 168, Abb. 11 (Habitus) (sub: Chrysoesthiidae); – 1976:

202, 205, 207, Abb. 13 (Habitus – wie SKALSKI 1975, Abb. 11); – +1977: Abb. 5–8 (S. 13) (Flügelgeäder einer Bernstein-Heliodinide im Vergleich mit dem Geäder der rezenten Gattungen *Heliodines*, *Eretmocera* u. *Hofmannophila*).

Baltonides SKALSKI*)

Baltonides roeselliformis SKALSKI*)

KOSMOWSKA-CERANOWICZ & POPIOŁEK +1981: 10, Abb. 10 (Darstellung nicht erkennbar).

*) Ob, wann und wo die Gattung und Art beschrieben wurde, konnte nicht festgestellt werden.

Fam. Heliozelidae

SKALSKI 1976: 199, 206, 207, 224.

Fam. Hyponomeutidae
(Yponomeutidae)

ANDER 1942: 19; ANDRÉE 1951: 54; BACHOFEN-ECHT 1949: 147, 150; DANILEVSKIJ & MARTYNOVA +1962: 306; KUZNECOV +1941: 70, 83; LARSSON 1978: 123; REBEL +1936b: 519; – 1937: 2, 3; SKALSKI 1975: 161; – 1976: 201.

Epinomeuta REBEL 1936

KUZNECOV +1941: 71; REBEL +1936a: 172; SKALSKI +1977: 8. –
Typusart: *E. truncatipennella* REBEL 1936.

E. acutipennella [nicht: *acutipenella*] REBEL 1936 [nicht: 1935]
[In KEILBACH 1982: 314]

REBEL +1936a [nicht: 1935]; SKALSKI 1976 (Berichtigung der S.-angabe): 201 [nicht: 200].

E. inversella REBEL 1936 [nicht: 1935] [In KEILBACH 1982: 314]

REBEL +1936a [nicht: 1935]; SKALSKI 1976 (Berichtigung der S.-angabe): 201 [nicht: 200].

E. minorella REBEL 1936 [nicht: 1935] [In KEILBACH 1982: 315]

REBEL +1936a [nicht: 1935]; SKALSKI 1976 (Berichtigung der S.-angabe): 201 [nicht: 200].

E. truncatipennella [nicht: *truncatipenella*] REBEL 1936 [nicht: 1935]
[In KEILBACH 1982: 314]

REBEL +1936a [nicht: 1935] (Berichtigung der Abb.-angabe): Abb. 4 [nicht: Abb. 5]; SKALSKI 1976 (Berichtigung der S.-angabe): 201 [nicht: 200].

Fam. Incurvariidae

ANDER 1942: 19; ANDRÉE 1951: 54; BACHOFEN-ECHT 1949: 149; DANILEVSKIJ & MARTYNOVA +1962: 304; KRISTENSEN +1981: 412 (Lib.B.); KUZNECOV +1941: 70, 82; SKALSKI 1975: 161; – 1976: 200, 207; – +1979b: 63 (Sib.B.); WHALLEY +1986: 260 (Sib.B.).

Incurvariidae sp. WHALLEY 1978 [Fehlt in KEILBACH 1982]

SCHLÜTER +1978: 130 (sub: *Incurvarites* sp.); WHALLEY +1978: 76, Taf. 13 Fig. 3+4 (Flügelschuppen); – +1986: 259, Abb. 6 (Flügelschuppen – wie bei WHALLEY 1978) (sub: *Incurvariites*). – (Lib.B.).

Incurvarites Rebel 1934

Kuznecov +1941: 71 (irrtüml.: *Incurvariites*); Larsson 1978: 124; Rebel 1934b: 14.

I. alienella Rebel 1934 [In Keilbach 1982: 313]
Rebel 1934b (fehlende Abb.-angabe): Abb. 6 (Flügel).

Prophalonia Rebel 1936 [nicht: 1935]

Ander 1942: 19; Kuznecov +1941: 71; Rebel +1936a [nicht: 1935]: 167; Skalski +1977: 8. –
Typusart: *P. gigas* Rebel 1936.

P. acutitarsella [nicht: *scutitarsella*] Rebel 1936 [nicht: 1935] [In Keilbach 1982: 313]
Rebel +1936a [nicht: 1935] (Berichtigung der Abb.-angabe): Abb. 2 [nicht: Abb. 3]; Skalski 1973c: 342.

P. gigas Rebel 1936 [nicht: 1935] [In Keilbach 1982: 313]
Rebel +1936a [nicht: 1935]; Skalski 1973c: 342.

Fam. Lophocornidae

„Lophocornid like specimen“ Skalski 1976 (Sib.B.).
Siehe unter Homoneura: Homoneura spec. Skalski 1976.

Fam. Lycaenidae

Ander 1942: 18 (Larve); Bachofen-Echt 1949: 146, 150; Gravenhorst 1835: 93 („Schildraupen – denen des *Papilio album* ähnlich“); Handlirsch 1906–1908: 926 (sub: (Lycaenidae)-(larva) Gravenhorst); – +1925: 273; Kuznecov +1941: 11, 69 (sub: „*Lycaena*“ Gravenhorst).

*Lycaenites**)

Andrée 1951: 54; Bachofen-Echt 1949: 150; Schepdael 1974: 15, 20.
*) Die Gattung *Lycaenites* wurde für ein Abdruckfossil begründet, das Rebel 1899 von Gabbro beschrieb.

Fam. Lyonetiidae

Danilevskij & Martynova +1962: 306; Kuznecov +1941: 70, 83; Skalski 1975: 161; – 1976: 203, 207.

Prolyonetia Kuznecov 1941

Kuznecov +1941: 43, 71.

P. cockerelli Kuznecov 1941 [In Keilbach 1982: 314]
Danilevskij & Martynova +1962: Abb. 962 (S. 305) (nicht Abb. 960)*) (Habitus – nach Kuznecov 1941); Skalski 1976: 202.
*) Verwechslung der Abb.-Numerierung bzw. der Legende bei Danilevskij & Martynova 1962.

Fam. Micropterygidae

Bachofen-Echt 1949: 147, 149; Barthel & Hetzer +1982: 333, Taf. 3 Fig. 4 (Habitus) (Bitt.B.); Danilevskij & Martynova +1962: 303 (Balt.B., Burm.B.); Kristensen & Nielsen +1979: 141 (Balt.B., Burm.B., Lib.B.); Kuznecov +1941: 12, 69, 70, 82; Larsson 1978: 124; Rebel +1936a: 163, 165; — +1936b: 519, 520; — 1937: 2; Skalski 1975: 161, 162; — 1976: 199, 206, 207, 223, 224; Tillyard +1926: 410 („Micropterygoid typ"); Žerichin +1978: 72 (Franz.B.), 85 (Sib.B.).

Micropterygidae Species A Schlüter 1978 (3 versch. Schuppentypen)
[In Keilbach 1982: 312 (sub: Micropterygidae Schuppen)]

Kristensen +1981: 412 (sub: Zeugloptera); Leestmans +1983: 67, 68, 80; Schlüter 1974 (fehlende Abb.-angaben): Abb. 1+2 (3 versch. Schuppentypen), Abb. 3 (Cladogramm); — 1975: 157, Abb. 5a—f (versch. Schuppentypen); — +1978: 90, 130, Abb. 70—72, Taf. 6 Fig. 1—5 (versch. Schuppentypen); Whalley +1986: 259, Abb. 4 (versch. Schuppentypen — nach Schlüter 1974). — (Franz.B.).

Micropteryx

Ander 1942: 19 (Balt.B., Burm.B.); Andrée 1951: 54; Bachofen-Echt 1949: 149; Skalski 1975: Abb. 9a—c (S. 166) (Flügel — irrtüml.: *Microptenyx*); — 1976: 199, 224; — +1977: 9; — +1985b: 208.

M. pervetus Cockerell 1919
Siehe: *Sabatinca perveta* (Cockerell 1919).

M. proavitella Rebel 1936
Siehe: *Sabatinca proavitella* (Rebel 1936).

Paragrionympha*) Skalski 1976

Skalski 1976: Abb. 17 (S. 223) (Cladogramm), Abb. 18 (S. 225) (Verbreitungskarte); Kristensen & Nielsen +1979: 141. —
Typusart: *Micropteryx proavitella* Rebel 1936.
*) Ungültiger Gattungsname. — Siehe: *Sabatinca proavitella*.

Parasabatinca Whalley 1978

Whalley +1978: 73, 77, 78, 84.

P. aftimacrai Whalley 1978 [Fehlt in Keilbach 1982]

Kristensen +1981: 412 (irrtüml.: *P. aftimacra*); Kristensen & Nielsen +1979: 141, Abb. 85 (S. 129) (Fühlerglieder) (irrtüml.: *P. aftimacra*); Schlüter +1978: 130 (irrtüml.: *P. aftimaccrai*); Whalley +1978: 73, Abb. 2, Taf. 11, 12, 13 Fig. 1, Taf. 14 Fig. 1 (Habitus von Holotypus und Paratypus, Flügelabschnitte, Tibiasporne); — +1986: 259, Abb. 5 (Holotypus — wie Whalley 1978, Taf. 11 Fig. 1). — (Lib.B.).

Sabatinca

S. perveta (Cockerell 1919)
[In Keilbach 1982: 313 (sub: *Dyseriocrania perveta*)]

Kristensen & Nielsen +1979: 141, 142; Kuznecov +1941 (zusätzl. S.-angaben): 17, 86; Rebel +1936a [nicht: 1935] (Berichtigung der S.-angabe): 165 [nicht: 162]; Skalski 1973b: 650 (Fußnote) (sub: *Mnemonica perveta*); — +1977: 7 (irrtüml. sub: *Mnemonica parveta*); Whalley 1977: 526; — +1978: 75, 77; Žerichin +1978: 114 (sub: *Mnemonica perveta*). — (Burm.B.).
[Der in Keilbach (1982) angegebene Literaturhinweis: Abdullah (1973), S. 165, konnte nicht überprüft werden; die Publikation fehlt in Keilbachs Bibliographie und war auch sonst nicht auffindbar].

S. proavitella (Rebel 1936) [nicht: 1935]
[In Keilbach 1982: 312 (sub: „*Micropteryx*" *proavitella*)]

Kristensen & Nielsen +1979: 141, 142; Kuznecov +1941 (zusätzl. S.-angabe): 83 (Fußnote); Rebel +1936a [nicht: 1935]; — +1936b: 520, Abb. 1 (Flügel — wie bei Rebel

1936a) (sub: *Micropteryx proavitella*); SKALSKI 1976 (zusätzl. S.-angaben): 222, 224, 225, 226; – +1977: 9 (Fußnote) (sub: „*Micropterix*" *proavitella*); – +1985a: 168 (sub: „*Micropterix*" („*Sabatinca*") *proavitella*); +1985b: 208 (sub: „*Micropterix*" *proavitella*); WHALLEY 1977: 526; – +1978: 72, 75, 78.

Undopterix SKALSKI 1979

U. sukatshevae SKALSKI 1979 [In KEILBACH 1982: 312]

Abdruckfossil! – Von KEILBACH irrtümlich als Bernsteinfossil angeführt.

Fam. Mnesarchaeidae

RODENDORF & ŽERICHIN +1974: Abb. 1 (S. 84) (Habitus) (Sib.B.); SKALSKI 1976: 204, 224 (Sib.B.); ŽERICHIN +1978: 85 (sub: ? Mnesarchaeidae) (Sib.B.); ŽERICHIN & SUKAČEVA +1973: Tab. 4 (S. 20), Tab. 5 (S. 23) (Sib.B.).

Fam. Nepticulidae

SKALSKI 1976: 199, 206, 207.

Ectoedemia

SKALSKI 1976: 199, 221, 224; – +1985b: 208.

Johanssonia

SKALSKI 1976: 199, 221 („vielleicht Kopal?").

Fam. Noctuidae

ANDER 1942: 18; ANDRÉE 1936: 358; – 1937: 58; BACHOFEN-ECHT 1949: 146, 150; HANDLIRSCH +1925: 272; SKALSKI 1976: 204.

Triphaena

ANDRÉE 1951: 54; BACHOFEN-ECHT 1949: 150; SCHEPDAEL +1974: 15, 18.

Fam. Oecophoridae

ANDER 1942: 19; ANDRÉE 1951: 54; BACHOFEN-ECHT 1949: 147, 150; DANILEVSKIJ & MARTYNOVA +1962: 306; HURD, SMITH & DURHAM 1962: 110 (Mex.B.); KUZNECOV +1941: 70, 82; LARSSON 1978: 123; REBEL +1936b: 519, 520; – 1937: 2, 3; SKALSKI 1975: 161 (irrtüml.: Cecophoridae); – 1976: 165, 202, 205, 206, 207, Abb. 9 (Flügel-Zeichnungsmuster); – +1977: 9 („Im mexikanischen Bernstein nicht vorhanden" – im Gegensatz zu der Angabe von HURD, SMITH & DURHAM 1962), Abb. 4 (S. 12) (Flügel-Zeichnungsmuster – wie SKALSKI 1976, Abb. 9).

Oecophoridae-Larve (REBEL 1934) [In KEILBACH 1982: 316]

KUZNECOV +1941: 14, 69; LARSSON 1978: 123; REBEL 1934a: 373 (sub: Tortricide-Larve); SKALSKI 1973c: 342.

? Oecophoridae-Larve MACKAY [nicht: MC KAY] 1969

Siehe in KEILBACH 1982: 316.

Borkhausenites REBEL 1934

ANDER 1942: 19; BACHOFEN-ECHT 1949: 147, 150; KUZNECOV +1941: 16, 17, 71, 83; REBEL 1934b: 6; SKALSKI 1976: 159, 205; – +1977: 7, 8, 10. –
Typusart: *B. bachofeni* REBEL 1934.

B. angustipennella [nicht: *angustipenella*] REBEL 1936 [nicht: 1935] [In KEILBACH 1982: 316]
REBEL +1936a [nicht: 1935].

B. bachofeni REBEL 1934 [In KEILBACH 1982: 316]
KUZNECOV +1941 (zusätzl. S.-angabe): 16; REBEL 1934a (fehlende Abb.-angaben): 2 Abb. (Habitus, Flügel — wie REBEL 1934b); SKALSKI +1977: 7, Abb. 2 (Flügel — wie SKALSKI 1976, Abb. 3).

B. crassella REBEL 1936 [nicht: 1935] [In KEILBACH 1982: 316]
KUZNECOV +1941 (zusätzl. S.-angabe): 17; REBEL +1936a [nicht: 1935]; SKALSKI 1976: 202.

B. implicatella REBEL 1936 [nicht: 1935] [In KEILBACH 1982: 316]
KUZNECOV +1941 (zusätzl. S.-angabe): 17; REBEL +1936a [nicht: 1935]; SKALSKI 1973a: 157.

B. incertella REBEL 1936
Siehe: *Neoborkhausenites incertella* (REBEL 1936).

B. incolumnella [nicht: *incolumella*] REBEL 1934
Siehe in KEILBACH 1982: 316.

B. ingentella REBEL 1936 [nicht: 1935] [In KEILBACH 1982: 316]
REBEL +1936a [nicht: 1935].

B. vicinella REBEL 1936
Siehe: *Paraborkhausenites vicinella* (REBEL 1936).

B. vulneratella REBEL 1936 [nicht: 1935] [In KEILBACH 1982: 316]
REBEL +1936a [nicht: 1935].

Depressarites REBEL 1936

KUZNECOV +1941: 71, 83; REBEL +1936a: 175. —
Typusart: *D. levipalpella* REBEL 1936.

D. blastuliferella REBEL 1936 [nicht: 1935] [In KEILBACH 1982: 315]
REBEL +1936a [nicht: 1935]; SKALSKI +1979a: 102.

D. levipalpella REBEL 1936 [nicht: 1935] [In KEILBACH 1982: 315]
REBEL +1936a [nicht: 1935]; SKALSKI +1979a: 102, Abb. 12 (Flügel).

Epiborkhausenites SKALSKI 1973

SKALSKI 1973a: 153; — 1976: 205.

E. obscurotrimaculatus SKALSKI 1973 [In KEILBACH 1982: 316]
SKALSKI 1975: Abb. 8a+b (S. 164+165) (Habitus); — 1976 (zusätzl. S.-angabe u. Berichtigung der Abb.-angabe): 204, Abb. 10a (S. 168) [nicht: Abb. 16a]; — +1985b: 208.

Glesseumeyrickia KUZNECOV 1941

KUZNECOV +1941: 47, 71.

G. henrikseni KUZNECOV 1941 [In KEILBACH 1982: 315]
DANILEVSKIJ & MARTYNOVA +1962: Abb. 961 (S. 305) (Habitus — nach KUZNECOV 1941); SKALSKI +1977: 20.

Hofmannophila

SKALSKI 1976: 202, 221 (irrtüml.: *Hophmannophila*); — +1985b: 208.

Microsymmocites [nicht: *Microsymmocytes*] SKALSKI 1977

SKALSKI +1977: 18, 20.

M. kuznetzovi [nicht: *kusnezovi*] SKALSKI 1977 [In KEILBACH 1982: 316]
SKALSKI +1977 (Berichtigung der S.-angabe u. fehlende Abb.-angaben): 19 [nicht: S. 3—24], Abb. 16—17, Taf. VI—VII (Teil d. Fühlers u. sichtbarer Teil d. Genitalapp., Habitus, Flügel).

Neoborkhausenites SKALSKI 1977

SKALSKI +1977: 20. —
Typusart: *Borkhausenites incertella* REBEL 1936.

N. incertella (REBEL 1936) [nicht: 1935] [In KEILBACH 1982: 315]
REBEL +1936a [nicht: 1935]; SKALSKI 1973a: 157 (sub: *Borkhausenites*); — +1977 (Berichtigung der S.-angabe u. fehlende Abb.-angabe): 20 [nicht: S. 3—24], Abb. 3 (S. 8) (Flügel).

Palaeodepressaria SKALSKI 1979

SKALSKI 1975: Abb. 10 (S. 167) (Cladogramm: Flügel — Vergleich mit rezenten Gattungen der Depressariinae); — +1979a: 101.

P. hannemanni SKALSKI 1979 [In KEILBACH 1982: 316]
SKALSKI +1985b: 208.

Paraborkhausenites KUZNECOV 1941

KUZNECOV +1941: 49, 71; SKALSKI 1973a: 154; — 1976: 205. —
Typusart: *Borkhausenites vicinella* REBEL 1936.

P. innominatus KUZNECOV 1941 [In KEILBACH 1982: 315]
SKALSKI 1973a: 157; — 1976 (zusätzl. S.-angabe): 203.

P. vicinella (REBEL 1936) [nicht: 1935] [In KEILBACH 1982: 315]
REBEL +1936a [nicht: 1935].

Schiffermuelleria

SKALSKI 1976: 221, 224; — +1977: 9, 17; — +1985b: 208.

S. jantharica SKALSKI 1977 [In KEILBACH 1982: 316]
SKALSKI 1976: 203; — +1977 (Berichtigung der S.-angabe u. fehlende Abb.-angaben): 17 [nicht: S. 2—24], Abb. 12—14, Taf. III, Taf. IV Fig. 1, Taf. V (Kopf, Beine, Genitalapp., Habitus — ventral u. lateral, Flügel).

Symmocites [nicht: *Symmocytes*] KUZNECOV 1941

KUZNECOV +1941: 54, 71.

S. rohdendorfi KUZNECOV 1941 [In KEILBACH 1982: 316]
DANILEVSKIJ & MARTYNOVA +1962: Abb. 963 (nicht: Abb. 962)*) (S. 305) (Habitus — nach KUZNECOV 1941); SATTLER +1973: 254; SKALSKI 1976 (Berichtigung der S.-angabe): 203 [nicht: 202]; — +1977: 19; — +1985b: 208.

*) Verwechslung der Abb.-Numerierung bzw. der Legende bei DANILEVSKIJ & MARTYNOVA 1962.

Fam. Papilionidae

BACHOFEN-ECHT 1949: 146, 147, 150; HANDLIRSCH +1925: 273.

Papilio

ANDRÉE 1951: 54; BACHOFEN-ECHT 1949: 146, 150; SCHEPDAEL +1974: 15, 19.

Fam. Plutellidae

SKALSKI 1975: 161; — 1976: 201, 207.

? Plutellidae-Larven MACKAY [nicht: MC KAY] 1969
Siehe in KEILBACH 1982: 315.

Fam. Psychidae

ANDRÉE 1937: 59 (Gehäuse); — 1951: 54 (Larvensäcke); BACHOFEN-ECHT 1949: 146, 147, 149, Abb. 134—137 (Verschieden geformte Säcke von Psychiden; bei einem Sack ist der vordere Teil der Raupe sichtbar); HANDLIRSCH +1925: 271; KUZNECOV +1941: 11, 69, 70, 83; LARSSON 1978: 122; MENGE 1856: 27 (7 verschiedene Gehäusearten); REBEL 1937: 2; SCHEPDAEL +1974: 9, 15, 16; SCHLEE +1980: 55, Taf. 40 (S. 61) (2 Farbaufn. von Köchern); SKALSKI 1975: 161; — 1976: 201.

Psyche

BACHOFEN-ECHT 1949: 149 (sub: „*Psyche*").

Sterrhopteryx

BACHOFEN-ECHT 1949: 149; KUZNECOV +1941: 71; SCHEPDAEL +1974: 16.

Sterrhopteryx (?) *pristinella* (Larve) REBEL 1934 [In KEILBACH 1982: 314]
BACHOFEN-ECHT +1935: Abb. 504 (S. 604) (Larve mit Sack — wie REBEL 1934: Taf. I Fig. 4); REBEL 1934a: 373; — 1934b [statt: 1934]: 10, Taf. I Fig. 4 (Larvensack mit Larve); SKALSKI 1976 (Berichtigung der S.-angabe): 201 [nicht: 200].

Fam. Pyralidae

DANILEVSKIJ & MARTYNOVA +1962: 307; KUZNECOV +1941: 70; SKALSKI 1975: 161; — 1976: 203, 206, 207.

Glendotricha KUZNECOV 1941

KUZNECOV +1941: 64, 71.

G. olgae KUZNECOV 1941 [In KEILBACH 1982: 317]
DANILEVSKIJ & MARTYNOVA +1962: Abb. 964 (S. 305) (Habitus — nach KUZNECOV 1941).

Fam. Scythrididae

SKALSKI 1976: 201.

Scythropites REBEL 1936

KUZNECOV +1941: 71; REBEL +1936a: 169.

S. balticella REBEL 1936 [nicht: 1935] [In KEILBACH 1982: 315]
REBEL +1936a [nicht: 1935]; SKALSKI 1976 (zusätzl. S.-angabe): 202.

Fam. Sesiidae

Bachofen-Echt 1949: 146; Handlirsch +1925: 271.

Sesia

Andrée 1951: 54; Bachofen-Echt 1949: 146, 150; Schepdael +1974: 15, 16.

Fam. Sphingidae

Ander 1942: 18; Bachofen-Echt 1949: 146, 150; Handlirsch +1925: 273; Oppenheimer 1885: 347.

Sphinx

Andrée 1951: 54; Bachofen-Echt 1949: 146, 150; Berendt 1830: 37; Handlirsch 1906–08: 925 (sub: (*Sphinx*) – Berendt); Kuznecov +1941: 10, 69 (sub: *Sphinx* – Berendt); Schepdael +1974: 9, 15, 19.

Fam. Symmocidae

Skalski 1975: 161; – 1976: 203, 207.

Oegoconiites Kuznecov 1941

Kuznecov +1941: 51, 71.

O. borisjaki Kuznecov 1941 [In Keilbach 1982: 316]
Anonymus +1980: 1 Abb. (S. 27) (Habitus – nach Kuznecov 1941); Laurentiaux +1953: Abb. 85 (S. 492) (Habitus – nach Kuznecov 1941); Müller +1963: Abb. 309A (S. 225) (Habitus – nach Kuznecov 1941); Sattler +1973: 230; Skalski 1976 (zusätzl. S.-angabe): 203; – +1977: 20.

Fam. Tineidae

Ander 1942: 19; Andrée 1951: 54; Bachofen-Echt 1949: 146, 147, 149; Danilevskij & Martynova +1962: 304; Handlirsch +1925: 271; Hurd, Smith & Durham 1962: 110 (Mex.B.); Kuznecov +1941: 11, 69, 70, 82; Larsson 1978: 124, 149; Menge 1856: 28; Rebel 1937: 2; Skalski 1975: 161; – 1976: 199 (Mex.B.), 200, 206, 207.

Tineidae? Gen.? spec.? Skalski 1973
Siehe in Keilbach 1982: 314.

Architinea Rebel 1934

Kuznecov +1941: 13, 71; Larsson 1978: 124; Rebel 1934b: 10. –
Typusart: *A. balticella* Rebel 1934.

A. balticella Rebel 1934
Siehe in Keilbach 1982: 314.

A. sepositella Rebel 1934
Siehe in Keilbach 1982: 314.

Dysmasiites Kuznecov 1941

Kuznecov +1941: 28, 71.

D. carpenteri Kuznecov 1941
Siehe in Keilbach 1982: 313.

Electromeessia Kozlov 1987

Kozlov $^{+}$1987a+b: 63 (60).

E. zaguljaevi Kozlov 1987
Kozlov $^{+}$1987a+b: 63 (61), Abb. 2g (2d) (Habitus).

Glessoscardia Kuznecov 1941

Kuznecov $^{+}$1941: 39, 71; Robinson $^{+}$1986: 39; Zaguljaev $^{+}$1966a+b: 634 (359) (irrtüml.: *Glossoscardiites*).

G. gerasimovi (Larve) Kuznecov 1941 [In Keilbach 1982: 314]
Zaguljaev $^{+}$1973: 48.

Martynea Kuznecov 1941

Kuznecov $^{+}$1941: 24, 71.

M. rebeli Kuznecov 1941 [In Keilbach 1982: 313]
Kozlov $^{+}$1987a+b: 62 (59).

Monopibaltia Skalski 1974

Skalski 1974: 98.

M. ignitella Skalski 1974
Siehe in Keilbach 1982: 314.

Palaeoinfurcitinea Kozlov 1987

Kozlov $^{+}$1987a+b: 62 (60).

P. rohdendorfi Kozlov 1987
Kozlov $^{+}$1987a+b: 62 (60), Abb. 2v (2c) (Habitus).

Palaeoscardiites Kuznecov 1941

Kuznecov $^{+}$1941: 36, 71; Robinson $^{+}$1986: 39; Zaguljaev $^{+}$1966a+b: 634 (359).

P. mordvilkoi Kuznecov 1941 [In Keilbach 1982: 314]
Danilevskij & Martynova $^{+}$1962: Abb. 958 (S. 305) (Habitus – nach Kuznecov 1941); Skalski 1976: 200 (irrtüml.: *P. mordvilkovi*); Zaguljaev $^{+}$1973: 48.

Palaeotinea Kozlov 1987

Kozlov $^{+}$1987a+b: 60 (59).

P. rasnitsyni Kozlov 1987
Kozlov $^{+}$1987a+b: 61 (59), Abb. 2a (Habitus).

Proscardiites Kuznecov 1941

Kuznecov $^{+}$1941: 33, 71; Robinson $^{+}$1986: 39; Zaguljaev $^{+}$1966a+b: 634 (359).

P. martynovi Kuznecov 1941 [In Keilbach 1982: 313]
Zaguljaev $^{+}$1973: 48.

Pseudocephitinea Kozlov 1987

Kozlov +1987a+b: 62 (59).

P. svetlanae Kozlov 1987
Kozlov +1987a+b: 62 (60), Abb. 2b (Habitus).

Scardiites Kuznecov 1941

Kuznecov +1941: 30, 71; Robinson +1986: 39; Zaguljaev +1966a+b: 634 (359).

S. meyricki Kuznecov 1941 [In Keilbach 1982: 313]
Zaguljaev +1973: 48.

Simulotinea Skalski 1977

Skalski +1977: 16.

S. intermedia Skalski 1977 [In Keilbach 1982: 313]
Kulicka +1985: 183; Skalski +1977 (Berichtigung der S.-angabe u. fehlende Abb.-angaben): 16 [nicht: S. 3–24], Abb. 10–11, Taf. I–II (Kopf, Beine, Habitus, Flügel).

Tillyardinea Kuznecov 1941

Kuznecov +1941: 22, 71.

T. eocaenica Kuznecov 1941 [In Keilbach 1982: 313]
Skalski 1974: 98.

Tinea

„*Tinea*“ – Gravenhorst 1835
Gravenhorst 1835: 92; Kuznecov +1941: 11, 69.

„*Tinea*“ – Menge 1856
Kuznecov +1941: 11, 69; Larsson 1978: 124; Menge 1856: 29.

T. antiqua Presl 1822 (nom. nud.)
Siehe in Keilbach 1982: 314.

Tineites

T. sucinacius Kozlov 1987
Kozlov +1987a+b: 63 (61), Abb. 3 (Habitus).

Tineolamima [nicht: *Tineolamina*] Rebel 1934

Kuznecov +1941: 71; Larsson 1978: 124; Rebel 1934b: 13.

T. aurella Rebel 1934
Siehe in Keilbach 1982: 314.

Tineosemopsis Skalski 1974

Skalski 1974: 97.

T. decurtatus Skalski 1974
Siehe in Keilbach 1982: 314.

Fam. Tortricidae

ANDER 1942: 19; ANDRÉE 1951: 54; BACHOFEN-ECHT 1949: 146, 150; HANDLIRSCH +1925: 271; KUZNECOV +1941: 11, 69 (Tortricidae — MENGE 1856); LARSSON 1978: 123; MENGE 1856: 29; REBEL +1936b: 519; — 1937: 2; SKALSKI 1975: 161, 162; — 1976: 199 (Mex.B.), 203, 207.

Tortricidae-Larve REBEL 1934
Siehe: Oecophoridae-Larve (REBEL 1934).

Eucosminae
DANILEVSKIJ & MARTYNOVA +1962: 306; KUZNECOV +1941: 70, 83 (sub: Eucosmidae).

Phaloniinae
DANILEVSKIJ & MARTYNOVA +1962: 306; KUZNECOV +1941: 70, 83 (sub: Phaloniidae); REBEL +1936b: 519.

Electresia KUZNECOV 1941

KUZNECOV +1941: 62, 71.

E. zalesskii KUZNECOV 1941 [In KEILBACH 1982: 317]
DANILEVSKIJ & MARTYNOVA +1962: Abb. 960 (nicht: Abb. 963)*) (S. 305) (Flügel — nach KUZNECOV 1941); LARSSON 1978 (zusätzl. S.-angabe): 123; SKALSKI 1973c: 342.

*) Verwechslung der Abb.-Numerierung bzw. der Legende bei DANILEVSKIJ & MARTYNOVA 1962.

Rhopobota

SKALSKI 1976: 203, 221 („vielleicht Kopal?").

Spatalistiforma SKALSKI*)

Sp. submerga SKALSKI*)
Siehe in KEILBACH 1982: 317.

Tortricibaltia SKALSKI*)

T. diakonoffi SKALSKI*)
Siehe in KEILBACH 1982: 317.

*) KEILBACH (1982) gibt jeweils als Erscheinungsjahr an: 1981 (im Druck). Soweit feststellbar, waren die von SKALSKI (1976: 203) aufgeführten Taxa bis zur Fertigstellung meines Ergänzungskataloges (1989) noch nicht publiziert.

Tortricidrosis SKALSKI 1973

SKALSKI 1973c: 339.

T. inclusa SKALSKI 1973 [In KEILBACH 1982: 317]
SKALSKI 1973c (fehlende Abb.-angaben): Abb. 1—5 (Habitus, Flügel, Kopf, Beine); — 1975: Abb. 7 (S. 163) (Habitus — wie SKALSKI 1973c: Abb. 1a).

Tortrix

BACHOFEN-ECHT 1949: 150 (sub: *Tortrix* s. l.); GRAVENHORST 1835: 92; HANDLIRSCH 1906—08: 921 (sub: (*Tortrix*) — GRAVENHORST) KUZNECOV +1941: 11, 69 (sub: *Tortrix* — GRAVENHORST).

Fam. Walshiidae

SKALSKI 1976: 199 (sub: Walshiidae?) (Mex.B.).

Fam. Yponomeutidae

Siehe: Fam. Hyponomeutidae.

B. Kopal-Lepidoptera

Ordnung Lepidoptera

Evers +1907: 129; Grote +1901: 108 (Tagfalter, Motte, Puppe); Handlirsch 1906–08: 1133–1134; Kuznecov +1941: 69; Skalski 1976: 198.

Familien

Fam. Amatidae

Siehe: Fam. Ctenuchidae.

Fam. Charideidae

Charidea

Ch. metis Dalman 1826

Dalman +1826: 407, Taf. 5 Fig. 19 (Habitus); Evers +1907: 129; Kuznecov +1941: 10, 69.

Fam. Ctenuchidae
(Amatidae)

Pseudonaclia

P. puella (Bdv.) (rezente Art)

Skalski 1976: 199, Abb. 21 (S. 228) (Habitus – nach Zeuner 1943, Abb. 1); Zeuner +1943: 140, Abb. 1–2 (Habitus, Fühler).

Fam. Geometridae

Handlirsch 1906–08: 1133; – +1925: 273.

Angerona

A. electrina Giebel 1862

Giebel 1862: 317 (irrtümlich als Bernsteinfossil beschrieben); Hennig 1966d: 5; Klebs 1910: 221; Kuznecov +1941: 11, 68 (irrtümlich unter Bernstein-Einschlüsse angeführt); Schepdael +1974: 19.

Hyperythra

H. aff. *lutea* (rezente Art)

Evers +1907: 130, Abb. 1 (Darstellung nicht erkennbar); Kuznecov +1941: 12, 69.

Phalaena

P. geometra Bloch 1776

Bloch +1776: 180, Taf. 5 Fig. 22*); Handlirsch 1906–08: 1133 (sub: (*Phalaena*) *geometra*); Kuznecov +1941: 10, 69.

*) Übernommenes Zitat; Publikation war nicht verfügbar.

Fam. Hesperiidae

Androgynus

A. neander Plöts (rezente Art)
Skalski 1976: 199.

Fam. Hyponomeutidae

Skalski 1976: Abb. 22 (S. 228) (Habitus) (sub: Hyponomeutidae?).

Fam. Liparidae

Handlirsch +1925: 272.

Liparidae-Raupe Evers 1907
Evers +1907: 132; Kuznecov +1941: 12, 69.

Fam. Nymphalidae

Handlirsch +1925: 274 (sub: Papilionidae — Nymphalinae).

Nymphalidae sp. Grote 1901
Grote +1901: 108; Kuznecov +1941: 11, 69.

Charaxes

Ch. candiope Godt. (rezente Art)
Skalski 1976: 198.

Precis

Evers +1907: 130, Abb. 2 (Flügel); Kuznecov +1941: 12, 69.

Fam. Papilionidae

Handlirsch +1925: 273.

Fam. Pieridae

Handlirsch +1925: 273 (sub: Papilionidae — Pieridinae).

Belenois

B. crawshayi Btlr. (rezente Art)
Skalski 1976: 198; Zeuner +1942: 415.

Fam. Pyralidae

? Pyralidae sp.
Hiura & Miyatake +1974: 389 (Miz.A.).

Fam. Satyridae

Junonia

? *Junonia* sp. Evers 1907 (rezenter Kopal)
Evers +1907: 132, Abb. III (Flügel u. Hinterleib); Kuznecov +1941: 12, 69.

Fam. Syntomidae

HANDLIRSCH +1925: 272.

Syntomis

HANDLIRSCH +1925: 272 (sub: ? *Syntomis*); SCHEPDAEL +1974: 20.

Fam. Tineidae

GROTE +1901: 108; HANDLIRSCH +1925: 271; KUZNECOV +1941: 11, 69.

Fam. Tortricidae

HANDLIRSCH +1925: 271.

Fam. Zygaenidae

HANDLIRSCH +1925: 272 (Siehe unter Fam. Charideidae: *Charidea*).

MECOPTERA

Umfassende Kataloge, die u. a. auch alle bis zum jeweiligen Erscheinungsdatum bekannten Bernsteinfossilien enthalten, sind:

1. SCUDDER (1891): 318–380 (sub: Neuroptera; zusammen mit Abdruckfossilien, alphabetisch nach Gattungen geordnet).
2. HANDLIRSCH (1906–1908): 910–911 (sub: Panorpatae; zusammen mit Abdruckfossilien, systematisch nach Familien geordnet).
3. WILLMANN (1978): Fossilum Catalogus Animalia. Mecoptera.
   In diesem letztgenannten Katalog sind alle Abdruck- und Bernsteinfossilien aufgeführt, die Familien systematisch geordnet, die Gattungen und Arten in alphabetischer Reihenfolge.

In meinem hier vorliegenden Ergänzungskatalog wurde bei den einzelnen Taxa auf die älteren Kataloge von SCUDDER (1891) und HANDLIRSCH (1906–1908) nicht nochmals hingewiesen, während WILLMANN (1978) jeweils angeführt wurde.

A. Bernstein-Mecoptera

Ordnung Mecoptera

BACHOFEN-ECHT 1949: 136–139; CARPENTER +1954: 31–40; LARSSON 1978: 140, 187; MARTYNOVA +1962a: 283–294.

Familien

Fam. Bittacidae

HANDLIRSCH +1925: 257.

Bittacus

CARPENTER +1954: 36.

B. antiquus PICTET 1854 – nec HAGEN 1856
Siehe: *Electrobittacus antiquus* (PICTET 1854).

B. antiquus Hagen 1856 — nec Pictet 1854
Siehe: *Bittacus fossilis* Carpenter 1954.

B. fossilis Carpenter 1954 [In Keilbach 1982: 317]
Syn.: *B. antiquus* Hagen 1856 — nec Pictet 1854.
Carpenter +1954 (Berichtigung der Abb.-angabe): Abb. 3A+4B [nicht: 3A, B] (Vorderflügel, Abdomenende); Willmann +1978: 98; — +1989: 125. [Carpenter 1976, p. 303 = falsche Lit.-angabe bei Keilbach (1982)].

B. minimus Carpenter 1954 [In Keilbach 1982: 317]
Carpenter +1954 (zusätzl. S.-angabe): 36; — +1955: 41; Willmann +1978: 98; — +1989: 125.

B. succinus Carpenter 1954 [In Keilbach 1982: 317]
Martynova +1962a: Abb. 919 (S. 291) (Flügel — im Vergleich mit Vertretern anderer Erdzeitalter); Willmann +1978: 99; — +1989: 125.

B. validus Hagen 1856
Siehe unter Ordnung Trichoptera: (Trichopteron) *validus* (Hagen 1856).

Bittacus sp. Bachofen-Echt 1949 [Fehlt bei Keilbach 1982]
Bachofen-Echt 1949: Abb. 124—125 (S. 137—138) (Habitus, Kopf).

Electrobittacus Carpenter 1931

Carpenter 1931: 410.
Typusart: *Bittacus antiquus* Pictet 1854.

*E. antiquus (*Pictet 1854) [nicht 1856] [In Keilbach 1982: 317]
Carpenter 1931: 410; — +1954: 37, 38 (sub: nom. dub.); Pictet +1854: 379, Taf. 40 Fig 26 (Habitus); — +1856 [nicht: Hagen 1856]: Taf. VII Fig 23 (Habitus, Kopf, Sporne); Willmann +1978: 99. [Carpenter 1976, p. 303: falsche Lit.-angabe bei Keilbach 1982].

Fam. Panorpidae

Handlirsch +1925: 257; Hurd, Smith & Durham 1962: 110 (sub: ? Panorpidae) (Mex.B.).

Electropanorpa Carpenter 1931

Siehe unter Fam. Panorpodidae: *Panorpodes.*

Panorpa

Carpenter +1954: 31, 34.

P. brevicauda Hagen 1856
Siehe unter Fam. Panorpodidae: *Panorpodes brevicauda* (Hagen 1856).

P. mortue Carpenter 1954 [In Keilbach 1982: 318]
Willmann +1977b: 229; — +1978: 85; — +1989: Abb. 150 (S. 140) (Cladogramm).

P. obsoleta Carpenter 1954 [In Keilbach 1982: 318]
Carpenter +1954 (Berichtigung der Abb.-angabe): Abb. 2A+4A [nicht: Abb. 24] (Hinterflügel, Hinterleibsende); Willmann +1977b: 229; — +1978: 85; — +1989: Abb. 150 (S. 140) (Cladogramm).

Panorpa sp.*) Bachofen-Echt 1949 [Fehlt in Keilbach 1982]
Bachofen-Echt 1949: Abb. 123 (S. 135) (Kopf); Willmann +1978: 86.

*) Die Legende der Abb. 123: „Kopf einer *Panorpa*“ ist falsch. Es handelt sich hierbei

um eine Trichoptere: Lepidostomatidae: *Archaeocrunoecia* sp. (Siehe hierzu WICHARD +1986b: 36).

Fam. Panorpodidae

Panorpodes
(*Electropanorpa* CARPENTER 1931)

CARPENTER +1954: 31, 32.

P. brevicauda (HAGEN 1856) [In KEILBACH 1982: 317]
STATZ +1936: 241, 242; WILLMANN +1977a: 16; – +1978: 84; – +1989: 139, Abb. 149–150 (Flügel – nach CARPENTER 1954, Cladogramm).

P. hageni CARPENTER 1954 [In KEILBACH 1982: 318]
WILLMANN +1978: 84; – +1989: 139, Abb. 150 (Cladogramm).

B. Kopal-Mecoptera

Soweit feststellbar sind Mecopteren-Einschlüsse in Kopal in der Literatur nicht erwähnt.

TRICHOPTERA

Umfassende Kataloge, die u. a. auch alle bis zum jeweiligen Erscheinungsdatum bekannten Bernsteinfossilien enthalten, sind:

1. SCUDDER (1891): 318–380 (sub: Neuroptera; zusammen mit Abdruckfossilien, alphabetisch nach Gattungen geordnet).
2. HANDLIRSCH (1906–1908): 911–920 (sub: Phryganoidea; zusammen mit Abdruckfossilien, systematisch nach Familien geordnet).
3. FISCHER (1960–1973): Trichopterorum Catalogus, Vol. 1 (1960) – Vol. 15 (1973) & Index Vol. 1–15 (1973).
   In diesem letztgenannten Katalog sind alle rezenten und fossilen Gattungen systematisch geordnet, die jeweils dazugehörigen rezenten und fossilen Arten alphabetisch geordnet, aufgeführt.

In meinem hier vorliegenden Ergänzungskatalog erfolgte die Familienzuordnung der einzelnen Taxa nach FISCHER (1960–73). Im Gegensatz zu den beiden älteren Katalogen von SCUDDER (1891) und HANDLIRSCH (1906–1908), die bei den einzelnen Taxa von mir nicht mehr berücksichtigt wurden, wird FISCHER (1960–1973) von mir dann zitiert, wenn bei ihm zusätzliche Hinweise enthalten sind, wie z. B. die systematische Einordnung der „Bernstein-Gattungen“.

A. Bernstein-Trichoptera

Ordnung Trichoptera

ANDER 1942: 15, 35; ANDRÉE 1951: 53; BACHOFEN-ECHT 1949: 139, Abb. 126–128 (Habitus 3 verschiedener Trichopteren); BARONI URBANI & SAUNDERS +1983: 216 (Dom.B.); BEIER +1948: 446; BOTOSANEANU & WICHARD +1981: 31; BRUES 1923d: 296, Abb. 5 (Habitus); – 1933a: 390, 401; CASE +1982: Abb. 16/26A–B (S. 159) (Trichoptera-Einschluß in balt. Bernstein); DURHAM & HURD +1957: 1824 (Mex.B.); HENNIG 1969c: 11; HURD & SMITH 1957: 7 (Mex.B.); KELNER-PILLAULT 1970b: 9;

KOLBE +1925: 147; KULICKA +1984: 388; – +1985: 181, Abb. 5 (Habitus); LARSSON 1962: 324, 326; – 1965: 140; – 1978: 86, 187, Taf. 4 (S. 33) (2 Trichopteren in einem Bernsteinstück); LENGERKEN 1921: 85; MALICKY +1973: 4; – +1977: 199, 226; MARTYNOVA +1962b: 294–302; MCALPINE & MARTIN +1969: 837 (Can.B.)*); MEY +1985: 275 (Bitt.B.); – +1986: 241 (Bitt.B.); ROSS, H. H. 1956: 23; SAUNDERS, MAPES, CARPENTER & ELSIK 1974: 983 (Ark.B.); SCHLEE +1980: Farbtafel 27 (S. 46) (Habitus); SCHLEE & GLÖCKNER +1978: 21, 27, 33, 35, 39, 41 (Balt.B., Dom.B., Can.B., Mex.B.); SCHLÜTER +1978: 120, 130, Abb. 97 (Zusammenstellung der in verschiedenen kretazischen Harzen nachgewiesenen Insektenordnungen), Abb. 98 (Quantitative Verhältnisse der Insektenordnungen in verschiedenen fossilen Harzen) (Balt.B., Can.B., Sib.B., Tenn.B.); SCHUBERT +1961: 130; STATZ +1936: 243; ULMER 1910: 449; – 1912: 1 ff; WICHARD +1984: 441 (Balt.B., Burm.B., Can.B., Dom.B., Mex.B., Sib.B., Tenn.B.); – +1987: 67 (Dom.B.); ŽERICHIN +1978: 65, 82, 118 (Sib.B., Sach.B.); ŽERICHIN & SUKAČEVA +1973: Tab. 4 (S. 20), Tab. 9 (S. 38) (Sib.B.).

*) Die hier aufgeführten Trichoptereneinschlüsse sind Fehlbestimmungen – siehe hierzu WICHARD +1983a und BOTOSANEANU & WICHARD +1983.

(Trichopteron) *validus* (HAGEN 1856)
[In KEILBACH 1982: 317 (sub: *Bittacus validus*)]

CARPENTER 1931: 412 (sub: *Bittacus validus*); – +1954: 36 (Fußnote) (sub: *Bittacus validus*); – +1976: 303.

Überfamilien

Hydropsychoidea inc. sed. BOTOSANEANU & WICHARD 1983

BOTOSANEANU & WICHARD +1983: 201, Abb. 32–36 (Kopf, Labialpalpen, Fühlerabschnitt, Genitalapp.); – +1984: 44. – (Sib.B.).

Familien

Fam. Atopsychidae

Atopsyche

WICHARD +1987: 68 (Dom.B.).

Fam. Beraeidae

BACHOFEN-ECHT 1949: 143; MALICKY +1977: 226.

Bereodes
(*Beraeodes*)

ULMER 1910: 451; – 1912: 270 (Best.-schl.), 326, 342.

B. pectinatus ULMER 1912 [In KEILBACH 1982: 312 (sub: *Beraeodes pectinata*)]

FISCHER +1970: 191; MARTYNOV +1913: 45 (sub: *Beraeodes pectinata*)*).

*) Übernommenes Zitat.

Fam. Brachycentridae

MALICKY +1977: 226; MARTYNOVA +1962b: 302 (sub: Sericostomatidae – Brachycentrinae); ULMER 1912: 276, 341 (sub: Sericostomatidae – Brachycentrinae).

Brachycentrus
(*Hydronautia*)

Statz +1936: 248; Ulmer 1910: 451; – 1912: 270 (Best.-schl.), 276, 341.

B. labialis (Hagen 1856) [In Keilbach 1982: 311]
Fischer +1970: 103; Martynova +1962b: Abb. 953 (S. 301) (Flügel – nach Ulmer 1912).

Fam. Calamoceratidae

Bachofen-Echt 1949: 143; Handlirsch +1925: 258; Larsson 1978: 87; Malicky +1977: 226; Martynova +1962b: 300; Ulmer 1912: 238, 339; Wichard +1986b: 36.

Calamodontus Botosaneanu & Wichard 1983

Botosaneanu & Wichard +1983: 206; Wichard +1984: 442.

C. grandaevus Botosaneanu & Wichard 1983
Botosaneanu & Wichard +1983: 207, 212, 213, Abb. 51, Taf. II Fig. 4 (Flügel); – +1984: 44, 46, Abb. 12 (Flügel – wie Botosaneanu & Wichard 1983, Abb. 51). – (Sib.B.).

Ganonema

Ander 1942: 16, 17 (irrtüml.: *Ganomena*); Ulmer 1910: 451; – 1912: 239, 339.

G. regulare Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 309]
Martynova +1962b: Abb. 947 (S. 301) (Flügel – nach Ulmer 1912); Ulmer +1951: 347.

Georgium Fischer 1964
(nom. nov. pro *Rhabdoceras* Ulmer 1905)

Bachofen-Echt 1949: 143 (irrtüml. sub: *Rhybdoceras*); Fischer +1965: 24; Ulmer 1910: 451 (sub: *Rhabdoceras*); – 1912: 239 (Best.-schl.), 240, 340 (sub: *Rhabdoceras*).

G. fusculum (Ulmer 1912) [In Keilbach 1982: 309 (sub: *Rhabdoceras*)]
Fischer +1965: 24.

Rhabdoceras

Siehe: *Georgium* Fischer 1964.

Fam. Ecnomidae

Kulicka +1985: 181; Martynova +1962b: 298; Wichard +1986b: 36.

Archaeotinodes Ulmer 1912

Ander 1942: 16 (irrtüml.: *Archaetinodes*); Botosaneanu & Wichard +1983: 196, 197; Fischer +1962: 150; Higler +1981: 119; Ulmer 1910: 450 (keine Beschreibung); – 1912: 178, 339; Wichard +1986b: 36. –
Typusart: *Tinodes prisca* (Pictet 1856) – nec Hagen.

A. angusta Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 307]
Fischer +1962: 150; – +1973: 6 (sub: *A. angustus*); Ulmer 1912 (zusätzl. S.-angabe): 181 (Best.-schl.).

A. armata ULMER 1912 [In KEILBACH 1982: 307]

FISCHER +1962: 150; — +1973: 9 (sub: *A. armatus*); ULMER 1912 (zusätzl. S.-angabe): 180 (Best.-schl.).

A. dentinosa MEY 1988

MEY +1988: 307, Abb. 21–22 (Genitalapp.); SCHUMANN & WENDT +1989: 42. — (Bitt.B.).

A. dives ULMER 1912 [In KEILBACH 1982: 307]

MEY +1988: 308; ULMER 1912 (zusätzl. S.-angabe): 180 (Best.-schl.).

A. exarata ULMER 1912 [In KEILBACH 1982: 308]

ULMER 1912 (zusätzl. S.-angabe): 180 (Best.-schl.).

A. globata ULMER 1912 [In KEILBACH 1982: 307]

ULMER 1912 (zusätzl. S.-angabe): 180 (Best.-schl.).

A. grossa (HAGEN 1856) [In KEILBACH 1982: 307]

FISCHER +1962: 150; — +1973: 44 (sub: *A. grossus*); HAGEN +1864 (Siehe: Literatur-Nachtrag); HANDLIRSCH +1925: Abb. 223 (S. 258) (Flügel, Kopf, Genitalanhänge — nach ULMER 1912); MÜLLER +1963: Abb. 307 (S. 223) (Flügel — nach ULMER 1912); ULMER 1912 (zusätzl. Seiten- u. Abb.-angaben): 180 (Best.-schl.), Abb. 262–265 (S. 177 u. 179).

A. hageni ULMER 1912 [In KEILBACH 1982: 308]

Syn.: *Tinodes prisca* (PICTET) HAGEN 1856 (partim).

ULMER 1912 (zusätzl. S.-angabe): 180 (Best.-schl.).

A. lanceolata ULMER 1912 [In KEILBACH 1982: 307]

MEY +1988: 308; ULMER 1912 (zusätzl. S.-angabe): 180 (Best.-schl.).

A. pauper ULMER 1912 [In KEILBACH 1982: 307]

ULMER 1912 (zusätzl. S.-angabe): 180 (Best.-schl.).

A. prisca (PICTET 1856) [In KEILBACH 1982: 308]

FISCHER +1962: 151; HAGEN +1856: 117 (partim), Taf. VIII Fig. 29a–d (Flügel, Abdomen, Taster) (sub: *Tinodes prisca*); HAGEN +1864 (Siehe: Literatur-Nachtrag); PICTET +1856 (Berichtigung der Abb.-angabe): Taf. VII Fig. 6 [nicht: Taf. VIII Fig. 29]; ULMER 1912 (zusätzl. S.-angabe): 180 (Best.-schl.), 184.

A. securifera ULMER 1912 [In KEILBACH 1982: 308]

ULMER 1912 (zusätzl. S.-angabe): 180 (Best.-schl.).

A. tenuis ULMER 1912 [In KEILBACH 1982: 308]

ULMER 1912 (zusätzl. S.-angabe): 181 (Best.-schl.).

A. uncinata ULMER 1912 [In KEILBACH 1982: 307]

ULMER 1912 (zusätzl. S.-angabe): 180 (Best.-schl.).

Fam. Electralbertidae

BOTOSANEANU & WICHARD +1983: 192.

Electralberta BOTOSANEANU & WICHARD 1983

BOTOSANEANU & WICHARD +1983: 193.

E. cretacica BOTOSANEANU & WICHARD 1983

BOTOSANEANU & WICHARD +1983: 193, 212, 213, Abb. 8–17, Taf. I Fig. 3–4 (Kopf mit Pronotum, Palpen, Flügel, Genitalien); — +1984: 44, 46, Abb. 3–5 (Vorderflügel von Holotypus u. Paratypus, Genitalien — wie BOTOSANEANU & WICHARD 1983, Abb. 11, 12, 14); WICHARD +1984: 442. — (Can.B.).

Fam. Glossosomatidae

Kulicka +1985: 181; Malicky +1977: 226; Martynova +1962b: 297; Ulmer 1912: 33, 337 (sub: Glossosomatinae).

Agapetus

A. aequalis Hagen 1856
Siehe unter Fam. Philopotamidae: *Wormaldia aequalis* (Hagen 1856).

Campsiophora

Wichard +1987: 68 (Dom.B.).

Cubanoptila

Wichard +1987: 68 (Dom.B.).

Electragapetus Ulmer 1912

Fischer +1960: 34; – +1971: 30; Higler +1981: 120; Ross, H. H. +1951: 347; – 1956: 143, 158; – +1967: 192; Ulmer 1912: 33, 337.

E. scitulus Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 286]
Fischer +1960: 34; – +1971: 30; Martynova +1962b: Abb. 932 (S. 296) (Flügel – nach Ulmer 1912); Ross, H. H. +1951: 350, 352, 353; Ulmer 1912 (zusätzl. Abb.-angabe): Abb. 12.

Glossosoma

Bachofen-Echt 1949: 143; Hagen +1854: 229.

Palaeagapetus Ulmer 1912

Siehe unter Fam. Hydroptilidae.

Fam. Goeridae

Kulicka +1985: 181; Malicky +1977: 226; Martynova +1962b: 302 (sub: Sericostomatidae – Goerinae); Ulmer 1912: 271, 340 (sub: Sericostomatidae – Goerinae).

Goera

Statz +1936: 248; Ulmer 1910: 451; – 1912: 271, 340.

G. gracilicornis Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 310]
Martynova +1962b: Abb. 952 (S. 301) (Flügel – nach Ulmer 1912).

G. proava (Hagen 1856)
Siehe unter Fam. Lepidostomatidae: *Palaeolepidostoma proavum* (Hagen 1856).

Lithax

Statz +1936: 248; Ulmer 1910: 451; – 1912: 274, 341.

L. atratulus Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 311 (sub: *L. atratula*)]
Fischer +1967: 26; Lestage +1923: 330 (sub: *L. atratula*).

Silo

STATZ +1936: 248; ULMER 1910: 451; — 1912: 273, 340.

S. brevicornis ULMER 1912
Siehe in KEILBACH 1982: 311.

Fam. Helicopsychidae

MALICKY +1977: 226; MARTYNOVA +1962b: 302; ULMER 1912: 304, 341 (sub: Sericostomatidae — Helicopsychinae).

Electrohelicopsyche ULMER 1912

FISCHER +1970: 308; HIGLER +1981: 120; ULMER 1912: 305 (Best.-schl.), 310, 341. — Typusart: *Mormonia taeniata* PICTET 1856.

E. taeniata (PICTET 1856) [In KEILBACH 1982: 312]
FISCHER +1970: 308; HAGEN +1856: 104 [nicht: 103, Taf. VII, Abb. 5]; — +1864 (Siehe: Literatur-Nachtrag); HANDLIRSCH +1925: Abb. 224 (S. 259) (Flügel — nach ULMER 1912); PICTET +1856: 103, Taf. VII Fig. 5 (sub: *Mormonia taeniata*).

Helicopsyche

ULMER 1910: 451; — 1912: 305, 341; WICHARD +1987: 68 (Dom.B.).

H. confluens ULMER 1912
Siehe in KEILBACH 1982: 312.

H. typica ULMER 1912 [In KEILBACH 1982: 311]
MARTYNOVA +1962b: Abb. 955 (S. 301) (Flügel — nach ULMER 1912); ULMER 1912 (Berichtigung der S.-angabe): 307 [nicht: 304—307].

Palaeohelicopsyche ULMER 1912

FISCHER +1970: 310; HIGLER +1981: 123; ULMER 1912: 305 (Best.-schl.), 308, 341.

P. serricornis ULMER 1912
Siehe in KEILBACH 1982: 312.

Fam. Hydrobiosidae

Palaeohydrobiosis BOTOSANEANU & WICHARD 1983

BOTOSANEANU & WICHARD +1983: 191; WICHARD +1984: 441.

P. siberambra BOTOSANEANU & WICHARD 1983
BOTOSANEANU & WICHARD +1983: 191, 212, Abb. 6, Taf. I Fig. 1 (Vorderflügel); — +1984: 44, 46, Abb. 2 (Vorderflügel — wie BOTOSANEANU & WICHARD 1983, Abb. 6). — (Sib.B.).

Fam. Hydropsychidae

BACHOFEN-ECHT 1949: 143; HAGEN +1854: 229; HANDLIRSCH +1925: 258; KULICKA +1985: 181; LARSSON 1978: 87; MALICKY +1977: 226; MARTYNOVA +1962b: 298; MEY +1985: 275 (Bitt.B.); SCHUMANN & WENDT +1989: 42 (Bitt.B.); ULMER 1912: 205, 339; WICHARD +1984: 443 (Dom.B.).

Diplectrona

Statz +1936: 248; Ulmer 1910: 451; – 1912: 206 (Best.-schl.), 212, 339.

D. minima Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 309]
Ulmer 1912 (zusätzl. S.-angabe): 213 (Best.-schl.).

D. ocularia Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 308]
Rüffle & Helms +1970: Abb. 2 (S. 244), Farbtaf. (S. 326) Fig. 9 (Typus).

Electrodiplectrona Ulmer 1912

Fischer +1963: 151; Higler +1981: 120; Ulmer 1912: 206 (Best.-schl.), 216, 339.

E. decipiens Ulmer 1912
Siehe in Keilbach 1982: 309.

Hydropsyche

Hagen +1856: 119; Statz +1936: 248; Ulmer 1910: 451; – 1912: 206, 339.

Hydropsyche sp. Ulmer 1912
Siehe in Keilbach 1982: 308.

H. barbata Pictet 1856
Siehe unter Fam. Polycentropodidae: *Plectrocnemia barbata* (Pictet 1856).

H. prisca Pictet 1856
Siehe unter Fam. Polycentropodidae: *Polycentropus priscus* (Pictet 1856).

H. submaculata Kolenati 1851 (nom. nud.)
Siehe in Keilbach 1982: 308.

H. subvariabilis Kolenati 1851 (nom. nud.)
Siehe in Keilbach 1982: 308.

H. viduata Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 308]
Ulmer 1912 (Berichtigung der S.-angabe u. Ergänzung der Abb.-angabe): 208–209 [nicht: S. 210], Abb. 312.

Leptonema

Wichard +1987: 68 (Dom.B.).

Palaehydropsyche Wichard 1986

Wichard +1986a: 189; – +1987: 68.

P. fossilis Wichard 1986
Wichard +1986a: 192, Abb. 1–2 (Habitus, Genitalapp.) – (Dom.B.).

Potamyia

Ulmer 1910: 451; – 1912: 206 (Best.-schl.), 209, 339.

P. nitida Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 308]
Martynova +1962b: Abb. 939 (S. 296) (Flügel – nach Ulmer 1912); Ulmer 1912 (zusätzl. Abb.-angabe): Abb. 313c.

Fam. Hydroptilidae

Bachofen-Echt 1949: 143; Handlirsch +1925: 257; Hurd, Smith & Durham 1962: 111 (Mex.B.); Kulicka +1985: 181; Larsson 1978: 87; Malicky +1977: 226; Martynova +1962b: 297; Ulmer 1912: 36, 337; Wichard +1984: 443 (Dom.B.); Žerichin +1978: 85 (Sib.B.).

Agraylea
(*Hydrorchestria*)

Botosaneanu +1981: 78; Statz +1936: 248; Ulmer 1910: 451; — 1912: 38, 337.

A. spathifera Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 301]
Marshall +1979: 194, 230.

A. succinica (Hagen 1856)
Siehe: *Allotrichia succinica* (Hagen 1856).

Alisotrichia

Wichard +1987: 68 (Dom.B.).

Allotrichia

Botosaneanu +1981: 78; Ulmer 1910: 451; — 1912: 38 (Best.-schl.), 40, 337.

A. ampullata Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 301]
Marshall +1979: 196, 230.

A. succinica (Hagen 1856) [In Keilbach 1982: 301]
Fischer +1961: 98; Hagen +1864 (Siehe: Literatur-Nachtrag); Marshall +1979: 196, 230; Ulmer 1912 (zusätzl. S..-angabe): 40 (Best.-schl.).

Burminoptila Botosaneanu 1981

Botosaneanu +1981: 75.

B. bemeneha Botosaneanu 1981 [Fehlt in Keilbach 1982]
Botosaneanu +1981: 77, Abb. 4—10 (Fühler, Maxillarpalpen, Flügel); Wichard +1984: 443. — (Burm.B.).

Electrotrichia Ulmer 1912

Botosaneanu +1981: 78; Fischer +1961:110; Higler +1981: 120; Marshall +1979: 222; Ulmer 1912: 38 (Best.-schl.), 42, 337.

E. subtilis Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 301]
Marshall +1979: 234; Martynova +1962b: Abb. 933 (S. 296) (Flügel — nach Ulmer 1912).

Hydroptila
(*Hydroptilia*)

Bachofen-Echt 1949: 143; Hagen +1854: 229; — +1856: 108; Handlirsch +1925: 257.

Hydrorchestria

Siehe: *Agraylea*.

Ochrotrichia

WICHARD +1987: 68 (Dom.B.).

O. doehleri WICHARD 1981 [Fehlt in KEILBACH 1982]
WICHARD +1981: 161, Abb. 1 (Genitalapp.) (Dom.B.).

Oxyethira

WICHARD +1987: 68 (Dom.B.).

Palaeagapetus ULMER 1912

BANKS +1936: 265; BOTOSANEANU +1981: 78; BOTOSANEANU & LEVANIDOVA +1987: 43; FISCHER +1960: 33; – +1971: 29; HIGLER +1981: 123; MARSHALL +1979: 153+159 (Best.-schl.), 160, 224; ROSS, H. H. 1956: 14; ULMER 1912: 33 (Best.-schl.), 35, 337.

P. rotundatus ULMER 1912 [In KEILBACH 1982: 286]
BANKS +1936: 265; BOTOSANEANU +1981: 77; BOTOSANEANU & LEVANIDOVA +1987: 43, 45, 46; MARSHALL +1979: 161, 227.

Fam. Lepidostomatidae

KULICKA +1985: 181; MALICKY +1977: 226; MARTYNOVA +1962b: 302 (sub: Sericostomatidae – Lepidostomatinae); ULMER 1912: 280, 341 (sub: Sericostomatidae – Lepidostomatinae); WICHARD +1986b: 36.

Archaeocrunoecia ULMER 1912

FISCHER +1970: 32; HIGLER +1981: 119; ULMER 1912: 270+280 (Fußnoten), 281 (Best.-schl.), 288, 341. –
Typusart: *A. tenuicornis* ULMER 1912.

Archaeocrunoecia sp. BACHOFEN-ECHT 1949 (Nr. K 42) [Fehlt in KEILBACH 1982]
BACHOFEN-ECHT 1949: Abb. 123 (S. 135) (Kopf) (irrtüml. sub: *Panorpa*); WICHARD +1986b: 36.

A. aperta ULMER 1912 [In KEILBACH 1982: 311]
ULMER 1912 (zusätzl. S.-angabe): 290 (Best.-schl.).

A. tenuicornis ULMER 1912 [In KEILBACH 1982: 311]
MARTYNOVA +1962b: Abb. 954 (S. 301) (Flügel – nach ULMER 1912).

A. validicornis ULMER 1912 [In KEILBACH 1982: 311]
ULMER 1912 (zusätzl. S.-angabe): 290 (Best.-schl.).

Electraulax ULMER 1912

FISCHER +1970: 83; HIGLER +1981: 120; ULMER 1912: 281 (Best.-schl.), 295, 341. –
Typusart: *E. breviuscula* ULMER 1912.

E. breviuscula ULMER 1912
Siehe in KEILBACH 1982: 311.

E. longiuscula ULMER 1912
Siehe in KEILBACH 1982: 311.

Electrocrunoecia ULMER 1912

FISCHER +1970: 70; HIGLER +1981: 120; ULMER 1912: 281 (Best.-schl.), 293, 341.

E. turbata ULMER 1912
Siehe in KEILBACH 1982: 311.

Lepidostoma
(*Mormonia*)

L. taeniata (PICTET 1856)
Siehe unter Fam. Helicopsychidae: *Electrohelicopsyche taeniata* (PICTET 1856).

Maniconeurodes ULMER 1912

FISCHER +1970: 29; HIGLER +1981: 122; ULMER 1912: 270 (Fußnote), 281 (Best.-schl.), 302, 341.

M. conwentzi ULMER 1912 [In KEILBACH 1982: 311]
ULMER 1912 (zusätzl. Abb.-angabe): Abb. 434.

Mormonia

Siehe: *Lepidostoma.*

Palaeocrunoecia ULMER 1912

FISCHER +1970: 70; HIGLER +1981: 123; ULMER 1912: 281 (Best.-schl.), 282, 341. — Typusart: *P. crenata* ULMER 1912.

P. abbreviata ULMER 1912 [In KEILBACH 1982: 311]
ULMER 1912 (zusätzl. S.-angabe): 283 (Best.-schl.).

P. attenuata ULMER 1912 [In KEILBACH 1982: 311]
ULMER 1912 (zusätzl. S.-angabe): 283 (Best.-schl.).

P. crenata ULMER 1912 [In KEILBACH 1982: 311]
WICHARD +1986b: 36.

? *Palaeocrunoecia* sp. ULMER 1912
Siehe in KEILBACH 1982: 311.

Palaeolepidostoma ULMER 1912

FISCHER +1970: 32; HIGLER +1981: 123; ULMER 1912: 281 (Best.-schl.), 297, 341. — Typusart: *Trichostomum proavum* HAGEN 1856.

P. proavum (HAGEN 1856) [In KEILBACH 1982: 311]
FISCHER +1970: 32; HAGEN +1856 (sub: *Trichostomum proavum*) [nicht: *Trichostomus proavus*]; — +1864 (Siehe: Literatur-Nachtrag).

Fam. Leptoceridae

BACHOFEN-ECHT 1949: 143; HANDLIRSCH +1925: 258; KULICKA +1985: 181; LARSSON 1978: 86, 87, Taf. 3D (S. 32) (Larve); MALICKY +1977: 226; MARTYNOVA +1962b: 300; MEY +1985: 275 (Bitt.B.); ULMER 1912: 255, 340; WICHARD +1984: 443; — +1986b: 36; ŽERICHIN +1978: 85 (sub: ? Leptoceridae) (Sib.B.).

Erotesis

BOTOSANEANU & WICHARD +1983: 211; STATZ +1936: 248; ULMER 1910: 451; — 1912: 264, 340.

E. aequalis ULMER 1912 [In KEILBACH 1982: 310]
MARTYNOVA +1962b: Abb. 946 (S. 301) (Flügel — nach ULMER 1912); MEY +1986: 248.

E. concinnula Mey 1986

Mey +1986: 247, Abb. 13–15 (Flügel, Genitalapp.); – +1988: 309; Schumann & Wendt +1989: 42. – (Bitt.B.).

E. evidens Mey 1988

Mey +1988: 308, Abb. 23–24 (Genitalapp.); Schumann & Wendt +1989: 42. – (Bitt.B.).

*Mystacides**)

Hagen +1856: 121.

*) Nach Ulmer 1912, S. 256, 262: im Bernstein nicht vorhanden.

Nectopsyche

Wichard +1987: 68 (Dom.B.).

Praeathripsodes Botosaneanu & Wichard 1983

Botosaneanu & Wichard +1983: 209; Wichard +1984: 441.

P. jantar Botosaneanu & Wichard 1983

Botosaneanu & Wichard +1983: 209, 212, Abb. 44–50 (Fühlerabschnitte, Flügel, Tarsus, Genitalien); – +1984: 44, Abb. 11 (Vorderflügel – nach Botosaneanu & Wichard 1983, Abb. 45). – (Sib.B.).

Setodes

Botosaneanu & Wichard +1983: 211; Statz +1936: 248; Ulmer 1910: 451; – 1912: 263, 340.

S. picescens Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 310]

Fischer +1966: 48 (sub: „*Setodes* or *Leptocerus*“).

Triplectides

Ander 1942: 16; Botosaneanu & Wichard +1981: Abb. 1 (S. 32) (Habitus); – +1983: 211; Jeannel +1942: 193, 194; – +1949: 101; Ulmer 1910: 451; – 1912: 256, 340.

T. patens Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 310 (sub: *Triplectides* (?) *patens*)]

Fischer +1965: 69; Ulmer 1912 (zusätzl. S.-angabe): 257 (Best.-schl.).

T. pellucens Ulmer 1912

Siehe in Keilbach 1982: 310.

T. rudis Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 310]

Botosaneanu & Wichard +1983: 211; Martynova +1962b: Abb. 945 (S. 301) (Flügel – nach Ulmer 1912); Ulmer 1912 (zusätzl. S.-angabe): 258 (Best.-schl.).

Fam. Limnephilidae

Bachofen-Echt 1949: 144; Handlirsch +1925: 258.

Limnephilus

Bachofen-Echt 1949: 144.

L. dubius Pictet 1856

Siehe unter Fam. Phryganeidae: *Phryganea dubia* (Pictet 1856).

L. piceus PICTET 1856
Siehe unter Fam. Phryganeidae: *Phryganea picea* (PICTET 1856).

Fam. Molannidae

BACHOFEN-ECHT 1949: 143; HANDLIRSCH +1925: 258; LARSSON 1978: 87; MALICKY +1977: 226; MARTYNOVA +1962b: 302; ULMER 1912: 250, 340.

Molanna

STATZ +1936: 248; ULMER 1910: 451; – 1912: 253, 340.

M. crassicornis ULMER 1912 [In KEILBACH 1982: 310]
MARTYNOVA +1962b: Abb. 950 (S. 301) (Flügel – nach ULMER 1912; irrtüml. sub: *M. angustata*).

Molannodes

STATZ +1936: 248; ULMER 1910: 451; – 1912: 251, 340.

M. dubia ULMER 1912 [In KEILBACH 1982: 310]
MARTYNOVA +1962b: Abb. 949 (S. 301) (Flügel – nach ULMER 1912); ULMER 1912 (zusätzl. S.-angabe): 251 (Best.-schl.).

M. indubia ULMER 1912 [In KEILBACH 1982: 310]
BETTEN +1934: 46.

Fam. Odontoceridae

BACHOFEN-ECHT 1949: 144; HANDLIRSCH +1925: 258; LARSSON 1978: 87 (irrtüml.: Odontoceratidae); MALICKY +1977: 226; MARTYNOVA +1962b: 301; ULMER 1912: 242, 340; WICHARD +1986b: 36.

Electrocerum ULMER 1912

ANDER 1942: 17; FISCHER +1965: 31; HIGLER +1981: 120; ULMER 1912: 243, 340.

E. pedestre ULMER 1912 [In KEILBACH 1982: 310]
MARTYNOVA +1962b: Abb. 948 (S. 301) (Flügel – nach ULMER 1912).

Electropsilotes ULMER 1912

ANDER 1942: 17; FISCHER +1965: 31; HIGLER +1981: 120; ULMER 1912: 243 (Best.-schl.), 246, 340.

E. rara ULMER 1912
Siehe in KEILBACH 1982: 310.

Marilia

ANDER 1942: 16, 17; ULMER 1910: 451; – 1912: 243 (Best.-schl.), 247, 340.

M. altrocki WICHARD 1986
WICHARD +1986b: 36, Abb. 4–7 (Habitus, Kopf, Flügel, Genitalapp.).

M. ophthalmica ULMER 1912
Siehe in KEILBACH 1982: 310.

Odontocerus

Odontocerus sp. HAGEN 1856
Siehe: *Electrocerum pedestre* ULMER 1912.

Plecophlebus COCKERELL 1917

COCKERELL 1917d: 327.

P. nebulosus COCKERELL 1917 [In KEILBACH 1982: 310 (sub: Odontoceridae?)]
(= Homoptera, Fulgoroidea, ? Cixiidae).
BOTOSANEANU +1981: 75, Abb. 1–3 (Flügel, Beine) (sub: Homoptera, Fulgoroidea, ? Cixiidae); WICHARD +1984: 443 (sub: Homoptera).

Fam. Philopotamidae

BACHOFEN-ECHT 1949: 143; HANDLIRSCH +1925: 257; KULICKA +1985: 181; LARSSON 1978: 87; MALICKY +1977: 226; MARTYNOVA +1962b: 297; ULMER 1912: 43, 338; WICHARD +1984: 443 (Dom.B.); – +1986b: 35; ŽERICHIN +1978: 85 (Sib.B.).

Philopotamidae g. sp. BOTOSANEANU & WICHARD 1983
BOTOSANEANU & WICHARD +1983: 192, Abb. 7 (Vorderflügel). – (Sib.B.).

Chimarra

WICHARD +1987: 68 (DOM.B.).

Ch. dommeli WICHARD 1983
WICHARD +1983a: 142, Abb. 8–9 (Genitalapp.). – (Dom.B.).

Ch. palaedominicana WICHARD 1983
WICHARD +1983a: 142, Abb. 7 (Genitalapp.). – (Dom.B.).

Ch. resinae WICHARD 1983
WICHARD +1983a: 141, Abb. 6 (Genitalapp.). – (Dom.B.).

Ch. succini WICHARD 1983
WICHARD +1983b: 4, Abb. 1–9 (Habitus, Palpen, Flügel, Genitalapp.). – (Dom.B.).

Ch. weitschati WICHARD 1983
WICHARD +1983a: 139, Abb. 1–5 (Kopf, Genitalapp., Flügel). – (Dom.B.).

Dolophilus

STATZ +1936: 248; ULMER 1910: 450, 451; – 1912: 44 (Best.-schl.), 47, 338.

D. aequalis (HAGEN 1856)
Siehe: *Wormaldia aequalis* (HAGEN 1856).

D. congener ULMER 1912
Siehe: *Wormaldia congenera* (ULMER 1912).

D. impar ULMER 1912
Siehe: *Ulmerodina impar* (ULMER 1912).

D. medius ULMER 1912
Siehe: *Wormaldia media* (ULMER 1912).

D.? praemissus COCKERELL 1916 [nicht: 1917] [In KEILBACH 1982: 302]
BOTOSANEANU & WICHARD +1983: 187, 212; – +1984: 44; COCKERELL +1916b [nicht: 1917]: 98, Abb. 6 (Flügelspitze); FISCHER +1971: 188, 196 (sub: *Wormaldia praemissa*);

Ross, H. H. +1958: 849; Wichard +1983b: 2; – +1984: 443; Žerichin +1978: 102. – (Tenn.B.).

Electracanthinus Ulmer 1912

Fischer +1961: 73; Higler +1981: 120; Ulmer 1912: 44 (Best.-schl.), 54, 338.

E. klebsi Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 307]
Martynova +1962b: Abb. 934 (S. 296) (Flügel – nach Ulmer 1912); Wichard +1986b: 2.

Philopotamus

Ander 1942: 16; Statz +1936: 248; Ulmer 1910: 451; – 1912: 44, 338.

Philopotamus sp. Hagen 1856
Siehe in Keilbach 1982: 301.

P. hamatus Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 301]
Wichard +1983b: 2.

Ulmerodina Ross 1956

Fischer +1971: 187; Higler +1981: 124; Ross, H. H. 1956: 35, 60. – Typusart: *Dolophilus impar* Ulmer 1912.

U. impar (Ulmer 1912) [In Keilbach 1982: 301]
Ross, H. H. 1956 (fehlende Abb.-angabe): Abb. 63 (Genitalapp. – nach Ulmer); Ulmer 1912 (zusätzl. S.-angabe): 44 (Fußnote), 49 (Best.-schl.); Wichard +1983b: 2.

Wormaldia

Ross, H. H. 1956: 180.

W. advenaria Mey 1988
Mey +1988: 300, Abb. 4–6 (Kopf, Genitalapp.); Schumann & Wendt +1989: 42. – (Bitt.B.).

W. aequalis (Hagen 1856) [In Keilbach 1982: 301]
Fischer +1961: 46 (sub: *Dolophilus*); – +1971: 188; Hagen +1856 (Berichtigung der S.-angabe): 120 [nicht: S. 125] (sub: *Agapetus* [nicht: *Dolophilus*]); – +1864 (Siehe: Literatur-Nachtrag); Mey +1986: 243; Ross, H. H. 1956 (zusätzl. Seiten- u. fehlende Abb.-angabe): 46, Abb. 99 (Genitalapp. – nach Ulmer); Wichard +1983b: 2; – +1986b: 35 (sub: *Dolophilus*).

W. angularia Mey 1986
Mey +1986: 241, Abb. 1 (Genitalapp.); Schumann & Wendt +1989: 42. – (Bitt.B.).

W. congenera [nicht: *congener*] (Ulmer 1912) [In Keilbach 1982: 302]
Fischer +1961: 46 (sub: *Dolophilus congener*); – +1971: 189; Ross, H. H. 1956 (zusätzl. Seiten- u. fehlende Abb.-angabe): 46, Abb. 97 (Genitalapp. – nach Ulmer); Ulmer 1912 (zusätzl. S.-angabe): 49 (Best.-schl.); Wichard +1983b: 2 (sub: *W. congener*).

W. contigua Mey 1986
Mey +1986: 242, Abb. 2–4 (Genitalapp., Maxillar- u. Labialpalpus); Schumann & Wendt +1989: 42. – (Bitt.B.).

W. media (Ulmer 1912) [In Keilbach 1982: 302]
Fischer +1961: 48 (sub: *Dolophilus medius*); +1971: 191; Mey +1986: 243; Ross, H. H. 1956 (zusätzl. Seiten- u. fehlende Abb.-angabe): 46, Abb. 98 (Genitalapp. – nach Ulmer); Ulmer 1912 (zusätzl. S.-angabe): 49 (Best.-schl.); Wichard +1983b: 2.

W. praemissa (Cockerell 1916)
Siehe: *Dolophilus ? praemissus* Cockerell 1916.

Fam. Phryganeidae

Ander 1942: 16; Andrée 1951: 53; Bachofen-Echt 1949: 144; Handlirsch $^{+}$1925: 258 (sub: Phryganeinae); Larsson 1978: 87; Malicky $^{+}$1977: 226; Martynova $^{+}$1962b: 299; Statz $^{+}$1936: 243; Ulmer 1912: 221, 339; Wichard $^{+}$1986b: 36.

Genus ? *retusus* (Hagen 1856) [In Keilbach 1982: 309 (sub: *Hallesus* (?) *retusus*)]
Fischer $^{+}$1964: 176; Hagen $^{+}$1864 (Siehe: Literatur-Nachtrag); Ulmer 1912 (zusätzl. Seiten- u. fehlende Abb.-angabe): 267, Abb. 348 (Flügel, Taster).

Phryganea

Malicky $^{+}$1977: 199; Statz $^{+}$1936: 245, 248, 253; Ulmer 1910: 450, 451; – 1912: 223, 339.

P. antiqua Pictet 1856
Siehe: *P. fossilis* Pictet 1856.

P. dubia (Pictet 1856) [In Keilbach 1982: 309]
Cockerell $^{+}$1925: 5; Fischer $^{+}$1964: 132; Hagen 1873: 379; Pictet $^{+}$1856 (Berichtigung der Abb.-angabe): Taf. VII Fig. 4+4b–d [nicht nur: Fig. 4c, d]; Ulmer 1912 (zusätzl. S.-angabe): 224 (Best-schl.).

P. egregia Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 309]
Ulmer 1912 (zusätzl. S.-angabe): 224 (Best.-schl.).

P. fossilis Pictet 1856 [In Keilbach 1982: 309]
Syn.: *Phryganea antiqua* Pictet 1856.
Fischer $^{+}$1964: 134; Hagen 1873: 379; Pictet $^{+}$1856 [nicht: 1867] (Berichtigung der Abb.-angaben): Taf. VII Fig. 1+1b–d u. Fig. 2+2b–c [nicht: Taf. II Fig. 1d]; Ulmer 1912 (zusätzl. S.-angaben): 223, 224 (Best.-schl.).

P. latissima Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 309]
Cockerell $^{+}$1925: 2; Ulmer 1912 (zusätzl. Seiten- u. Abb.-angabe): 224 (Best.-schl.), Abb. 332.

P. longirostris Hagen 1856 [In Keilbach 1982: 309]
Cockerell $^{+}$1925: 5; Fischer $^{+}$1964: 153; Hagen $^{+}$1856 [nicht: 1867]: 100; Ulmer 1912 (zusätzl. S.-angabe): 224 (Best.-schl.).

P. picea (Pictet 1856) [In Keilbach 1982: 309]
Fischer $^{+}$1964: 156; Hagen $^{+}$1856: 98, Taf. VIII Fig. 24a–c (Taster, Genitalapp.); – $^{+}$1864 (Siehe: Literatur-Nachtrag); Pictet $^{+}$1856 (fehlende Abb.-angabe): Taf. VII Fig. 3+3b–c (Habitus, Taster, Bein); Ulmer 1912 (zusätzl. S.-angaben): 223, 224 (Best.-schl.).

P. singularis Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 309]
Ulmer 1912 (zusätzl. Seiten- u. fehlende Abb.-angabe): 224 (Best.-schl.), Abb. 347 (Flügel, Taster).

Fam. Polycentropodidae

Ander 1942: 16; Andrée 1951: 53; Bachofen-Echt 1949: 141, 143; Handlirsch $^{+}$1925: 257; Kulicka $^{+}$1985: 181; Larsson 1978: 87; Malicky $^{+}$1977: 226; Martynova $^{+}$1962b: 298; Mey $^{+}$1985: 275 (Bitt.B.); Ulmer 1910: 450; – 1912: 58, 338; Wichard $^{+}$1984: 443 (Balt.B., Dom.B.); – $^{+}$1985: 117 (Dom.B.); – $^{+}$1986b: 35.

Antillopsyche

WICHARD +1985: 118 (Dom.B.); — +1987: 67, 68 (Dom.B.).

A. oliveri WICHARD 1985
WICHARD +1985: 118, Abb. 1—8 (Habitus, Flügel, Genitalapp., Verbreitungskarte der Gattung); — +1987: 67. — (Dom.B.).

Aphelocheira PICTET

Siehe: *Holocentropus.*

Archaeoneureclipsis ULMER 1912

FISCHER +1962: 25; HIGLER +1981: 119; ULMER 1912: 60 (Best.-schl.), 69, 338. — Typusart: *A. fortis* ULMER 1912.

A. fortis ULMER 1912 [In KEILBACH 1982: 302]
ULMER 1912 (zusätzl. S.-angabe): 124 (Fußnote).

A. geminata ULMER 1912 [In KEILBACH 1982: 302]
ULMER 1912 (zusätzl. S.-angabe): 69 (Best.-schl.).

Archaeopolycentra BOTOSANEANU & WICHARD 1983

BOTOSANEANU & WICHARD +1983: 198; WICHARD +1984: 441.

A. zherikhini BOTOSANEANU & WICHARD 1983
BOTOSANEANU & WICHARD +1983: 198, 213, Abb. 18—24, Taf. I Fig. 2 (Maxillarpalpus, Flügel, Genitalien, Habitus); — +1984: 44, 46, Abb. 6—7 (Vorderflügel, Genitalien — wie BOTOSANEANU & WICHARD 1983, Abb. 19 u. 23). — (Sib.B.).

Cernotina)*

WICHARD +1985: 118 (Dom.B.); — +1987: 68 (Dom.B.).

*) Bei FISCHER (1962 u. 1972) ist die Gattung der Fam. Psychomyidae zugeordnet.

Cyrnus

BACHOFEN-ECHT 1949: 143.

C. subatomarius KOLENATI 1851 (nom. nud.)
Siehe in KEILBACH 1982: 302.

Holocentropus
(*Aphelocheira* PICTET)
(*Phryganeolitha* GERMAR)

ANDER 1942: 16; MALICKY +1977: 199; STATZ +1936: 248; ULMER 1910: 450, 451; — 1912: 60 (Best.-schl.), 112, 338; WICHARD +1986b: 35.

Holocentropus sp. ULMER 1912
ULMER 1912: 117, Abb. 154 (Vorderflügel).

H. affinis (PICTET 1856) [In KEILBACH 1982: 305]
Syn.: *Polycentropus vicinus* HAGEN 1856.
FISCHER +1962: 96; HAGEN +1856: 114 [nicht: Taf. VII Fig. 7c] (sub: *Polycentropus affinis*; auch *P. vicinus* als etwaige neue Art erwähnt); MEY +1985: 276; PICTET +1856: 114, Taf. VII Fig. 7+7b—c; ULMER 1912 (zusätzl. S.-angabe): 113 (Best.-schl.); WICHARD +1986b: 35.

H. atratus (Pictet 1856) [In Keilbach 1982: 304]

Botosaneanu & Wichard $^{+}$1983: 201; Fischer $^{+}$1962: 96; Hagen $^{+}$1856: 114 [nicht: Taf. VII Fig. 10]; Pictet $^{+}$1856: 114, Taf. VII Fig. 10+10b–e (Habitus, Taster, Beine) (sub: *Polycentropus*); Ulmer 1912 (zusätzl. S.-angaben): 60 (Fußnote), 91, 114 (Best.-schl.); Wichard $^{+}$1986b: 35.

H. calcaratus Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 305]

Ulmer 1912 (zusätzl. S.-angabe): 113 (Best.-schl.).

H. castus Mey 1986

Mey $^{+}$1986: 244, Abb. 7 (Untere Anhänge des Genitalapp.); Schumann & Wendt $^{+}$1989: 42. – (Bitt.B.).

H. cavus Mey 1985

Mey $^{+}$1985: 275, Abb. 1–2 (Genitalapp.); Schumann & Wendt $^{+}$1989: 42. – (Bitt.B.).

H. consanguineus Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 304]

Mey $^{+}$1986: 245; Ulmer 1912 (zusätzl. S.-angabe): 114 (Best.-schl.).

H. consobrinus Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 304]

Mey $^{+}$1986: 247; Ulmer 1912 (zusätzl. S.-angabe): 114 (Best.-schl.).

H. cornutus Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 305]

Mey $^{+}$1986: 243; Ulmer 1912 (zusätzl. S.-angabe): 113 (Best.-schl.).

H. curvatus Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 305]

Ulmer 1912 (zusätzl. S.-angabe): 113 (Best.-schl.).

H. discedens Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 305]

Ulmer 1912 (zusätzl. S.-angabe): 113 (Best.-schl.).

H. echinatus Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 305]

Ulmer 1912 (zusätzl. S.-angabe): 113 (Best.-schl.).

H. horribilis Mey 1986

Mey $^{+}$1986: 243, Abb. 5–6 (Genitalapp.); Schumann & Wendt $^{+}$1989: 42. – (Bitt.B.).

H. incertus (Pictet 1856) [nicht: 1854] [In Keilbach 1982: 304]

Syn.: *Polycentropus dubius* Pictet 1856; *Polycentropus fusconiger* (Pictet 1856); *Polycentropus ? macrocephalus* Pictet 1856; *Aphelocheira fusconigra* Pictet 1856.

Ander 1942: 16; Fischer $^{+}$1962: 104, 105; Hagen $^{+}$1856: 115 [nicht: Taf. VII, Abb. 13–15]; Pictet $^{+}$1856: 115, Taf. VII Fig. 13+13b (Habitus, Bein) (sub: *Polycentropus incertus*), Fig. 14 (Habitus) (sub: *Polycentropus dubius*), Fig. 15+15b–d (Habitus, Taster, Beine) (sub: *Polycentropus macrocephalus*), Fig. 18+18b (Habitus, Bein) (sub: *Aphelocheira fusco-nigra*); Ulmer 1910: 450.

H. incurvatus Mey 1986

Mey $^{+}$1986: 245, Abb. 10–12 (Genitalapp.); Schumann & Wendt $^{+}$1989: 42. – (Bitt.B.).

H. lanciger Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 305]

Ulmer 1912 (zusätzl. S.-angabe): 114 (Best.-schl.).

H. omega Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 305]

Ulmer 1912 (zusätzl. S.-angabe): 113 (Best.-schl.).

H. operarius Mey 1986

Mey $^{+}$1986: 245, Abb. 8–9 (Genitalapp.); Schumann & Wendt $^{+}$1989: 42. – (Bitt.B.).

H. perlatus ULMER 1912 [In KEILBACH 1982: 305]
ULMER 1912 (zusätzl. S.-angabe): 114 (Best.-schl.).

H. scissus ULMER 1912 [In KEILBACH 1982: 305]
ULMER 1912 (zusätzl. S.-angabe): 113 (Best.-schl.); WICHARD +1986b: 35.

H.? spurius BOTOSANEANU & WICHARD 1983
BOTOSANEANU & WICHARD +1983: 200, 212, 213, Abb. 25–31 (Flügel, Fühler, Genitalien); — +1984: 44, 46; WICHARD +1984: 441. — (Sib.B.).

H. uncatus ULMER 1912 [In KEILBACH 1982: 305]
ULMER 1912 (zusätzl. S.-angabe): 113 (Best.-schl.).

H. vetustus (GERMAR 1813) [In KEILBACH 1982: 305]
Syn.: *Polycentropus antiquus* HAGEN 1856; *Polycentropus xanthocoma* (KOLLAR) PICTET 1856.
FISCHER +1962: 117, 118; HAGEN +1856: 113 [nicht: Taf. VII Fig. 9] (sub: *P. vetustus* und *P. antiquus*); [HAGEN 1864: 824 = falsche Lit.-angabe]; PICTET +1856: 113, Taf. VII Fig. 9 (Habitus) (sub: *P. xanthocoma*); SCHLECHTENDAL 1888: 474 (sub: *Phryganeolitha vetusta*); ULMER 1912 (zusätzl. S.-angabe): 114 (Best.-schl.); WICHARD +1986b: 35.

Neureclipsis

ANDER 1942: 16 (irrtüml.: *Neureclepsis*); STATZ +1936: 248; ULMER 1910: 451; — 1912: 60 (Best.-schl.), 72, 338.

N. exsculpta ULMER 1912 [In KEILBACH 1982: 303]
ULMER 1912 (zusätzl. S.-angabe): 73 (Best.-schl.).

N. geniculata ULMER 1912 [In KEILBACH 1982: 302]
MARTYNOVA 1962b: Abb. 938 (S. 296) (Flügel — nach ULMER 1912).

N. proxima ULMER 1912 [In KEILBACH 1982: 302]
ULMER 1912 (zusätzl. S.-angabe): 73 (Best.-schl.).

N. tornquisti ULMER 1912 [In KEILBACH 1982: 303]
ULMER 1912 (zusätzl. S.-angabe): 73 (Best.-schl.).

Nyctiophylax

ANDER 1942: 16; MALICKY +1977: 199; ULMER 1910: 450, 451; — 1912: 60 (Best.-schl.), 141, 338; WICHARD +1986b: 35.

N. acutus ULMER 1912 [In KEILBACH 1982: 306]
ULMER 1912 (zusätzl. S.-angabe): 143 (Best.-schl.).

N. articulatus ULMER 1912 [In KEILBACH 1982: 306]
ULMER 1912 (zusätzl. S.-angabe): 142 (Best.-schl.).

N. bidentatus ULMER 1912 [In KEILBACH 1982: 306]
ULMER 1912 (zusätzl. S.-angabe): 144 (Best.-schl.).

N. claviger ULMER 1912 [In KEILBACH 1982: 306]
ULMER 1912 (zusätzl. S.-angabe): 144 (Best.-schl.).

N. coalitus ULMER 1912 [In KEILBACH 1982: 306]
ULMER 1912 (zusätzl. S.-angabe): 142 (Best.-schl.).

N. curvus ULMER 1912 [In KEILBACH 1982: 307]
ULMER 1912 (zusätzl. S.-angabe): 143 (Best.-schl.).

N. diffissus Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 306]
Ulmer 1912 (zusätzl. S.-angabe): 143 (Best.-schl.).

N. excelsus Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 307]
Ulmer 1912 (zusätzl. S.-angabe): 143 (Best.-schl.).

N. hamatus Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 306]
Ulmer 1912 (zusätzl. S.-angabe): 144 (Best.-schl.).

N. insectus Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 306]
Ulmer 1912 (zusätzl. S.-angabe): 143 (Best.-schl.).

N. ovatus Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 306]
Ulmer 1912 (zusätzl. S.-angabe): 143 (Best.-schl.).

N. pexus Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 306]
Ulmer 1912 (zusätzl. S.-angabe): 144 (Best.-schl.).

N. procerus Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 306]
Ulmer 1912 (zusätzl. S.-angabe): 143 (Best.-schl.).

N. quadruplex Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 307]
Ulmer 1912 (zusätzl. S.-angabe): 143 (Best.-schl.).

N. rectus Ulmer 1912
Siehe in Keilbach 1982: 305.

N. repandus Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 306]
Ulmer 1912 (zusätzl. S.-angabe): 144 (Best.-schl.).

N. sellatus Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 306]
Ulmer 1912 (zusätzl. S.-angabe): 143 (Best.-schl.).

N. serpentinus Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 307]
Ulmer 1912 (zusätzl. S.-angabe): 143 (Best.-schl.).

N. sinuatus Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 307]
Ulmer 1912 (zusätzl. S.-angabe): 143 (Best.-schl.).

N. subacuminatus Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 306]
Ulmer 1912 (zusätzl. S.-angabe): 143 (Best.-schl.).

N. unguicularis Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 306]
Ulmer 1912 (zusätzl. S.-angabe): 144 (Best.-schl.).

N. varians Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 306]
Ulmer 1912 (zusätzl. S.-angabe): 144 (Best.-schl.); Wichard +1986b: 35, Abb. 2 (Habitus).

Nyctiophylacodes Ulmer 1912

Fischer +1962: 124; Higler +1981: 122; Ulmer 1912: 60 (Best.-schl.), 172, 338.

N. curtula Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 307 (sub: *Nyctiophylax*)]
Ulmer 1912 (zusätzl. Abb.-angaben): Abb. 256, 261.

Phryganeolitha Germar 1813

Siehe: *Holocentropus*.

Phylocentropus

Ross, H. H. +1967: 191; Ulmer 1910: 450, 451; — 1912: 60, 338.

P. antiquus Ulmer 1912 (Fehlt in Keilbach 1982]
Ross, H. H. +1965: 400; Ulmer 1912: 63 (Best.-schl.), 68, Abb. 68—70 (Genitalapp. 3 verschiedener ♂♂).

P. ligulatus Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 302]
Ross, H. H. +1965: 400; Ulmer 1912 (zusätzl. S.-angabe): 63 (Best.-schl.).

P. simplex Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 302 (irrtüml. sub: *Polycentropus*)]
Ross, H. H. +1965: 400; Ulmer 1912 (zusätzl. S.-angabe): 62, 66.

P. spiniger Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 302]
Ross, H. H. +1965: 400; Ulmer 1912 (zusätzl. Seiten- u. Abb.-angaben): 63 (Best.-schl.), Abb. 63—66.

Plectrocnemia

Ander 1942: 16; Statz +1936: 248 (irrtüml.: *Plectroculmia*); Ulmer 1910: 450, 451; — 1912: 60 (Best.-schl.), 78, 338; Wichard +1986b: 35.

Plectrocnemia sp. Ulmer 1912 [Fehlt in Keilbach 1982]
Ulmer 1912: 84, Abb. 92 (Vorderflügel).

P. angulata Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 304]
Ulmer 1912 (zusätzl. S.-angabe): 80 (Best.-schl.).

P. barbata (Pictet 1856) [nicht: Pictet 1854] [In Keilbach 1982: 304]
Ander 1942: 16; Fischer +1962: 40; Hagen +1856 [nicht: 1956]: 112 [nicht: Taf. VII, Abb. 17a, b]; [Pictet 1854: 376 (ohne Beschr.)]; Pictet +1856: 112, Taf. VII Fig. 17+17b (Habitus, Bein) (sub: *Hydropsyche barbata*); Ulmer 1912 (zusätzl. S.-angabe): 80 (Best.-schl.); Wichard +1986b: 35.

P. clavata Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 303]
Ulmer 1912 (zusätzl. S.-angabe): 80 (Best.-schl.); Ponomarenko & Schultz +1988: 21.

P. dissecta Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 304]
Ulmer 1912 (zusätzl. S.-angabe): 80 (Best.-schl.).

P. excavata Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 303]
Ulmer 1912 (zusätzl. S.-angabe): 79 (Bes.-schl.).

P. furcata Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 303]
Ulmer 1912 (zusätzl. S.-angabe u. Berichtigung): 79 (Best.-schl.), 91 [statt: S. 21]; Ponomarenko & Schultz +1988: 25.

P. lata (Pictet 1856) [In Keilbach 1982: 303]
Syn.: *Polycentropus guttulatus* Pictet 1856; *Polycentropus laevis* Pictet 1856.

Ander 1942: 16; Fischer +1962: 59, 60; Hagen +1856: 109, Taf. VIII Fig. 27a—e (Flügel, Genitalien) [nicht: Taf. VII, Abb. 11] (sub: *Polycentropus latus*), 111, 112 (sub: *Polycentropus guttulatus*); Mey +1988: 306; Pictet +1856: 111, Taf. VII Fig. 8+8b—c (Habitus, Beine) (sub: *Polycentropus guttulatus*, Fig. 11+11b—e (Habitus, Taster, Beine) (sub: *Polycentropus latus*), Fig. 12+12b—d (Habitus, Taster, Vorderbein) (sub: *Polycentropus laevis*); Ulmer 1910: 450; — 1912 (Ergänzung u. Berichtigung der Abb.-angaben): Abb. 53 [nicht: Abb. 92]; Wichard +1986b: 35.

P. latiformis Mey 1988
Mey +1988: 305, Abb. 19 (Genitalapp.); Schumann & Wendt +1989: 42. — (Bitt.B.).

P. macilenta Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 304]
Ulmer 1912 (zusätzl. S.-angabe): 80 (Best.-schl.).

P. prismatica Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 303]
Ulmer 1912 (zusätzl. S.-angabe): 80 (Best.-schl.).

P. protensa Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 303]
Mey +1988: 305; Ulmer 1912 (zusätzl. S.-angabe): 79 (Best.-schl.); Wichard +1986b: 35.

P. rostrata Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 303]
Ulmer 1912 (zusätzl. S.-angabe): 80 (Best.-schl.); Wichard +1986b: 35.

P. scapulosa Mey 1988
Mey +1988: 305, Abb. 16–18 (Genitalapp., 5. Sternit); Schumann & Wendt +1989: 42. – (Bitt.B.).

P. simplicissima Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 304]
Ulmer 1912 (zusätzl. S.-angabe): 80 (Best.-schl.).

P. singularis Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 303]
Ulmer 1912 (zusätzl. S.-angabe): 80 (Best.-schl.).

P. spinigera Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 304]
Ulmer 1912 (zusätzl. S.-angabe): 80 (Best.-Schl.); Wichard +1986b: 35, Abb. 1 (Habitus).

P. spinosa Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 303]
Mey +1988: 305; Ulmer 1912 (zusätzl. S.-angabe): 80 (Best.-schl.).

P. subsequa Mey 1988
Mey +1988: 304, Abb. 15 (Genitalapp.); Schumann & Wendt +1989: 42. – (Bitt.B.).

P. triangularis Mey 1988
Mey +1988: 301, Abb. 7–10 (Taster, Genitalapp.); Schumann & Wendt +1989: 42. – (Bitt.B.).

P. triangulata Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 303]
Ulmer 1912 (zusätzl. S.-angabe): 79 (Best.-schl.).

P. tubulosa Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 303]
Ulmer 1912 (zusätzl. S.-angabe): 80 (Best.-schl.); Wichard +1986b: 35.

P. unculiformis Mey 1988
Mey +1988: 302, Abb. 11–14 (Lateralfortsatz am 5. Sternit, Genitalapp.); Schumann & Wendt +1989: 42. – (Bitt.B.).

P. ventralis Ulmer 1912 [Fehlt in Keilbach 1982]
Ulmer 1912: 80 (Best.-schl.), 102, Abb. 132–133 (Genitalapp. zweier verschiedener ♂♂).

Polycentropus

Ross, H. H. +1967: 192; Statz +1936: 248.

P. affinis Pictet 1856
Siehe: *Holocentropus affinis* (Pictet 1856).

P. antiquus Hagen 1856
Siehe: *Holocentropus vetustus* (Germar 1813).

P. atratus Pictet 1856
Siehe: *Holocentropus atratus* (Pictet 1856).

P. barbatus (Pictet 1856)
Siehe: *Plectrocnemia barbata* (Pictet 1856).

P. dubius Pictet 1856
Siehe: *Holocentropus incertus* (Pictet 1856).

P. fusconiger (Pictet 1856)
Siehe: *Holocentropus incertus* (Pictet 1856).

P. guttulatus Pictet 1856
Siehe: *Plectrocnemia lata* (Pictet 1856).

P. incertus Pictet 1856
Siehe: *Holocentropus incertus* (Pictet 1856).

P. laevis Pictet 1856
Siehe: *Plectrocnemia lata* (Pictet 1856).

P. latus Pictet 1856
Siehe: *Plectrocnemia lata* (Pictet 1856).

P.? macrocephalus Pictet 1856
Siehe: *Holocentropus incertus* (Pictet 1856).

P. priscus (Pictet 1856) [In Keilbach 1982: 302]
Fischer +1962: 92 (sub: incertain species); Hagen +1856 (zusätzl. S.-angabe): 119 [nicht: Taf. VII, Abb. 16]; Pictet +1856 (fehlende Abb.-angabe): Taf. VII Fig. 16+16b–f (Habitus, Taster, Beine, Vorderflügel) (sub: *Hydropsyche prisca*).

P. simplex Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 302]
Siehe: *Phylocentropus simplex* Ulmer 1912.

P. vetustus (Germar 1813)
Siehe: *Holocentropus vetustus* (Germar 1813).

P. vicinus Hagen 1856
Siehe: *Holocentropus affinis* (Pictet 1856).

P. xanthocoma (Kollar) Pictet 1856
Siehe: *Holocentropus vetustus* (Germar 1813).

Fam. Psychomyidae

Andrée 1951: 53; Bachofen-Echt 1949: 143; Botosaneanu & Wichard +1983: 196; Handlirsch +1925: 257; Kulicka +1985: 181; Larsson 1978: 87; Malicky +1977: 226; Martynova +1962b: 298; Mey +1985: 275 (Bitt.B.); Ulmer 1912: 176, 339; Wichard +1986b: 35.

Archaeotinodes

Siehe unter Fam. Ecnomidae.

Lype

Ander 1942: 16; Statz +1936: 248; Ulmer 1910: 450, 451; – 1912: 199, 339; Wichard +1986b: 35.

L.? eximia Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 308]

Ulmer 1912 (zusätzl. S.-angabe): 199 (Best.-schl.).

L. prolongata Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 308]

Mey +1988: 307; Ulmer 1912 (zusätzl. S.-angabe): 200 (Best.-schl.); Wichard +1986b: 35.

L. recta Mey 1988

Mey +1988: 306, Abb. 20 (Genitalapp.); Schumann & Wendt +1989: 42. – (Bitt.B.).

L. saxonica Mey 1985

Mey +1985: 276, Abb. 3–5 (♂ u. ♀ – Genitalapp., Vorderflügel); Schumann & Wendt +1989: 42. – (Bitt.B.).

L. sericea (Pictet 1856) [In Keilbach 1982: 308]

Syn.: *Psychomyia lata* Hagen 1856; *Psychomyia pallida* Pictet 1856 [nicht: Hagen 1856].

Ander 1942: 16; Fischer +1962: 176; Hagen +1856: 118, Taf. VIII Fig. 28a–c (Kopf, Vorderflügel, Genitalapp.) [nicht: Taf. VII, Abb. 20] (sub: *Psychomyia sericea*), 119 (sub: *Psychomyia lata*); Martynova +1962b: Abb. 936 (S. 296) (Flügel – nach Ulmer 1912); Mey +1985: 278; Pictet +1856: 118, Taf. VII Fig. 19+19b–e (Habitus, Taster, Beine) (sub: *Psychomyia pallida*), Fig. 20+20b–d (Habitus, Beine) (sub: *Psychomyia sericea*); Ulmer 1910: 450; – 1912 (zusätzl. Abb.-angaben): Abb. 295–296 (sub: *L. sericea*) [nicht: *L. sericata*]; Wichard +1986b: 36, Abb. 3 (Habitus).

Psychomyia

P. lata Hagen 1856

Siehe: *Lype sericea* (Pictet 1856).

P. pallida Pictet 1856

Siehe: *Lype sericea* (Pictet 1856).

P. sericea Pictet 1856

Siehe: *Lype sericea* (Pictet 1856).

Tinodes

Bachofen-Echt 1949: 143.

T. grossa Hagen 1856

Siehe unter Fam. Ecnomidae: *Archaeotinodes grossus* (Hagen 1856).

T. prisca (Pictet) Hagen 1856

Siehe unter Fam. Ecnomidae: *Archaeotinodes hageni* Ulmer 1912.

T. prisca (Pictet 1856) – nec Hagen 1856

Siehe unter Fam. Ecnomidae: *Archaeotinodes prisca* (Pictet 1856).

Fam. Rhyacophilidae

Bachofen-Echt 1949: 143; Hagen +1854: 229; Larsson 1978: 86, 87; Malicky +1977: 226; Martynova +1962b: 297; Ulmer 1912: 28, 337; Žerichin +1978: 85 (Sib.B.).

Rhyacophila

Ander 1942: 16; Statz +1936: 248; Ulmer 1910: 451; – 1912: 29, 337.

R. antiquissima Botosaneanu & Wichard 1983

Botosaneanu & Wichard +1983: 189, 212, 213, Abb. 1–5 (Maxillarpalpen, Basalteil eines Fühlers, Flügelspitze, Genitalapp.); – +1984: 44, 46, Abb. 1 (Genitalien – wie Botosaneanu & Wichard 1983, Abb. 4); Wichard +1984: 441. – (Sib.B.).

R. kutscheri Mey 1988

Mey +1988: 299, Abb. 1–3 (Genitalapp., Aedeagus u. Parameren, Dorsalfortsatz des 9. Segmentes); Schumann & Wendt +1989: 42. – (Bitt.B.).

R. laminata Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 286]

Ross, H. H. 1956 (fehlende Abb.-angabe): Abb. 274 (Genitalapp. – nach Ulmer); Ulmer 1912 (zusätzl. S.-angabe): 30 (Best.-schl.).

R. occulta Hagen 1856 [In Keilbach 1982: 286]

Fischer +1960: 119; Hagen +1856: 120.

R. prisca Pictet 1856

Siehe unter Fam. Ecnomidae: *Archaeotinodes prisca* (Pictet 1856).

R. profusa Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 286]

Martynova +1962b: Abb. 931 (S. 296) (Flügel – nach Ulmer 1912); Ross, H. H. 1956 (fehlende Abb.-angabe): Abb. 275 (Genitalapp. – nach Ulmer); Ulmer 1912 (zusätzl. Seiten- u. Abb.-angaben): 30 (Best.-schl.), Abb. 3+4.

nomina nuda: [In Keilbach 1982: 286]

R. subumbrosa Kolenati 1851, *R. succinica major* Kolenati 1851, *R. succinica media* Kolenati 1851 und *R. succinica minor* Kolenati 1851.

Fam. Sericostomatidae

Andrée 1951: 53; Bachofen-Echt 1949: 144; Handlirsch +1925: 259; Hurd, Smith & Durham 1962: 111 (Mex.B.); Kulicka +1985: 181; Larsson 1978: 87; Malicky +1977: 226; Ulmer 1910: 450; – 1912: 268, 340; Žerichin +1978: 85 (Sib.B.); Žerichin & Sukačeva +1973: Tab. 4 (S. 20) (Sib.B.).

Aulacomyia Ulmer 1912

Fischer +1970: 204; Higler +1981: 119; Ulmer 1912: 270 (Best.-schl.), 321, 342.

A. infuscata Ulmer 1912

Siehe in Keilbach 1982: 312.

Pseudoberaeodes Ulmer 1912

Botosaneanu & Wichard +1983: 205; – +1984: 46; Fischer +1970: 209; Higler +1981: 123; Ulmer 1912: 271 (Best.-schl.), 323, 342.

P. mira Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 312]

Botosaneanu & Wichard +1983: 205.

Sericostoma
(*Sericostomum*)

S. hyalinum Hagen 1856

Siehe: *Stenoptilomyia hyalina* (Hagen 1856).

Sphaleropalpus Ulmer 1912

Fischer +1970: 213; Higler +1981: 124; Ulmer 1912: 270 (Best.-schl.), 318, 342.

S. pumicatus Ulmer 1912 [In Keilbach 1982: 312]

Ulmer 1912 (Berichtigung der Abb.-angabe): Abb. 455–458*) [nicht: Abb. 459].

*) Bei ULMER (1912) gibt es irrtüml. zweimal die Abb.-Nr. 459, die Abb.-Nr. 458 fehlt. Die obige Abb.- Nr. muß also 458 heißen.

Stenoptilomyia ULMER 1912

FISCHER +1970: 213; HIGLER +1981: 124; ULMER 1912: 270 (Fußnote – irrtüml.: *Stenoptilomgia*), 271 (Best.-schl.), 314, 341. –
Typusart: ? *Sericostomum hyalinum* HAGEN 1856.

St. hyalina (HAGEN 1856) [In KEILBACH 1982: 312]
FISCHER +1970: 213.

Fam. Stenopsychidae

MALICKY +1977: 226; MARTYNOVA +1962b: 298.

Stenopsyche

ULMER 1910: 451; – 1912: 44 (Best.-schl.), 57, 338.

St. imitata ULMER 1912 [In KEILBACH 1982: 302]
MARTYNOVA +1962b: Abb. 935 (S. 296) (Flügel – nach ULMER 1912).

Fam. Taymyrelectronidae

BOTOSANEANU & WICHARD +1983: 202.

Taymyrelectron BOTOSANEANU & WICHARD 1983

BOTOSANEANU & WICHARD +1983: 202; WICHARD +1984: 441.

T. sukatshevae BOTOSANEANU & WICHARD 1983
BOTOSANEANU & WICHARD +1983: 202, 212, 213, Abb. 37–43, Taf. II Fig. 1–3 (Kopf, Pronotum, Flügel, Genitalien); – +1984: 44, 46, Abb. 8–10 (Kopf, Vorderflügel, Genitalien – wie BOTOSANEANU & WICHARD 1983: Abb. 37, 40, 42). – (Sib.B.).

Familie?

(Gattungen unsicherer systematischer Stellung)

Adelomyia ULMER 1912

FISCHER +1970: 311; HIGLER +1981: 119 (sub: Fam. Helicopsychidae); ULMER 1912: 270 (Fußnote), 271 (Best.-schl.), 331, 342.

A. exularis ULMER 1912
Siehe in KEILBACH 1982: 312.

Ogmomyia ULMER 1912

FISCHER +1970: 312; HIGLER +1981: 122 (sub: Fam. Helicopsychidae); ULMER 1912: 270 (Best.-schl.), 333, 342.

O. cuspidata ULMER 1912
Siehe in KEILBACH 1982: 312.

Perissomyia ULMER 1912

FISCHER +1970: 312; HIGLER +1981: 123 (sub: Fam. Helicopsychidae); ULMER 1912: 271 (Best.-schl.), 328, 342.

P. sulcata ULMER 1912
Siehe in KEILBACH 1982: 312.

B. Kopal-Trichoptera

Fam. Limnephilidae

Handlirsch $^{+}$1925: 258.

Trichoptera inc. sed.

Handlirsch $^{+}$1925: 259.

4. Zusammenstellung der Mecopteroidea-Einschlüsse in Bernsteinen verschiedener Herkunft – ausgenommen Baltischer Bernstein

Arkansas-Bernstein

Trichoptera: Trichoptera sp.

Bitterfeld-Bernstein

Diptera*):
- Anisopodidae
- Bombyliidae
- Ceratopogonidae
  - *Atrichopogon* sp.
  - *Brachypogon* sp.
  - *Ceratopogon forcipiformis* Meunier 1904
  - *Ceratopogon* sp.
  - *Culicoides* sp.
  - *Dasyhelea* sp.
  - *Eohelea sinuosa* (Meunier 1904)
  - *Eohelea* sp.
  - *Forcipomyia* sp.
  - *Monohelea* sp.
  - *Serromyia* sp.
  - *Stilobezzia* sp.
- Diopsidae
- Dixidae
- Limoniidae
  - *Cheilotrichia (Empeda) axillaris* (Alexander 1931)
  - *Cheilotrichia (Empeda) minuta* (Meunier 1899)
  - *Cheilotrichia (Empeda)* sp.
  - *Dicranomyia lobata* Meunier 1906 (?)
  - *Palaeopoecilostola longicornis parallela* Alex. 1931
  - *Rhabdomastix (Palaeogonomyia) elegantula* Meunier 1906
  - *Rhabdomastix (Palaeogonomyia) pulcherrima* Meunier 1906 (?)
  - *Rhabdomastix (Palaeogonomyia)* sp.
  - *Rhabdomastix (Sacandaga)* sp.
  - *Tanysphyra meunieri* (Cockerell 1909)
  - *Trichoneura vulgaris* (Loew 1850) (?)
  - *Trichoneura* sp.
- Rhagionidae
- Scatopsidae
- Simuliidae
- Syrphidae

- Tipulidae
  - *Tipula* sp.
- Trichoceridae
  - *Trichocera* sp.

Lepidoptera:
- Micropterygidae

Trichoptera:
- Ecnomidae
  - *Archaeotinodes dentinosa* Mey 1988
- Hydropsychidae
- Leptoceridae
  - *Erotesis concinnula* Mey 1986
  - *Erotesis evidens* Mey 1988
- Philopotamidae
  - *Wormaldia advenaria* Mey 1988
  - *Wormaldia angularia* Mey 1986
  - *Wormaldia contigua* Mey 1986
- Polycentropodidae
  - *Holocentropus castus* Mey 1986
  - *Holocentropus cavus* Mey 1985
  - *Holocentropus horribilis* Mey 1986
  - *Holocentropus incurvatus* Mey 1986
  - *Holocentropus operarius* Mey 1986
  - *Plectrocnemia latiformis* Mey 1988
  - *Plectrocnemia scapulosa* Mey 1988
  - *Plectrocnemia subsequa* Mey 1988
  - *Plectrocnemia triangularis* Mey 1988
  - *Plectrocnemia unculiformis* Mey 1988
- Psychomyidae
  - *Lype recta* Mey 1988
  - *Lype saxonica* Mey 1985
- Rhyacophilidae
  - *Rhyacophila kutscheri* Mey 1988

Burma-Bernstein

Lepidoptera:
- Micropterygidae
  - *Sabatinca perveta* (Cockerell 1919)

Trichoptera:
- Hydroptilidae
  - *Burminoptila bemeneha* Botosaneanu 1981

Canadischer Bernstein

Diptera*):
- Ceratopogonidae
  - *Culicoides* sp.
  - Stilobezziini sp.
- Limoniidae
  - *Limonia albertensis* Krzeminski & Teskey 1987
  - *Macalpina incomparabilis* Krzeminski & Teskey 1987
  - *Trichoneura canadensis* Krzeminski & Teskey 1987

Lepidoptera:
- Microlepidoptera-Larve (? Tinoidea) MacKay 1970
- Heteroneura sp.

Trichoptera: Electralbertidae
- *Electralberta cretacica* Botosaneanu & Wichard 1983

Dominikanischer Bernstein

Diptera*): Drosophilidae
- *Chymomyza primaeva* Grimaldi 1987
- *Drosophila paleothoracis* Grimaldi 1987
- *Drosophila poinari* Grimaldi 1987
- *Drosophila succini* Grimaldi 1987
- *Miomyia io* Grimaldi 1987
- *Protochymomyza miocena* Grimaldi 1987
- *Scaptomyza dominicana* Grimaldi 1987
- Drosophilinae species A Grimaldi 1987
- Drosophilinae species B Grimaldi 1987

Phoridae
- *Dohrniphora poinari* Disney 1987
- *Megaselia amberae* Disney 1987
- *Megaselia bernsteinae* Disney 1987
- *Megaselia dominicana* Disney 1987
- *Metopina* sp.

Lepidoptera: Lepidoptera sp.

Trichoptera: Atopsychidae
- *Atopsyche* sp.

Glossosomatidae
- *Campsiophora* sp.
- *Cubanoptila* sp.

Helicopsychidae
- *Helicopsyche* sp.

Hydropsychidae
- *Leptonema* sp.
- *Palaehydropsyche fossilis* Wichard 1986

Hydroptilidae
- *Alisotrichia* sp.
- *Ochrotrichia doehleri* Wichard 1981
- *Oxyethira* sp.

Leptoceridae
- *Nectopsyche* sp.

Philopotamidae
- *Chimarra dommeli* Wichard 1983
- *Chimarra palaedominicana* Wichard 1983
- *Chimarra resinae* Wichard 1983
- *Chimarra succini* Wichard 1983
- *Chimarra weitschati* Wichard 1983

Polycentropodidae
- *Antillopsyche oliveri* Wichard 1985
- *Cernotina* sp.

Französischer Bernstein

Lepidoptera: Micropterygidae
- Species A (Schuppen) Schlüter 1978

Libanon-Bernstein

- Diptera*):
  - Ceratopogonidae
    - Ceratopogoninae – Culicoidini?
  - Psychodidae
  - Sciaridae
- Lepidoptera:
  - Incurvariidae
  - Micropterygidae
    - *Parasabatinca aftimacrai* Whalley 1978

Mexikanischer Bernstein

- Diptera*):
  - Drosophilidae
    - *Neotanygastrella wheeleri* Grimaldi 1987
  - Phoridae
    - *Metopina* sp.
- Lepidoptera:
  - Cosmopterygidae
  - Ethmiidae ?
  - Gelechiidae
  - Tineidae
  - Tortricidae
  - Walshiidae ?
- Mecoptera:
  - Panorpidae ?
- Trichoptera:
  - Hydroptilidae
  - Sericostomatidae

New Jersey-Bernstein

- Diptera*):
  - Cecidomyiidae
  - Ceratopogonidae
    - *Culicoides* ? *casei* Grogan & Szadziewski 1988
  - Chironomidae
    - Orthocladiinae sp.
  - Milichiidae?
  - Phoridae
    - ? *Dohrniphora* sp.
    - *Metopina goeleti* Grimaldi 1989
  - Sciaridae

Rumänischer Bernstein

- Lepidoptera:
  - Lepidoptera sp.

Sachalin-Bernstein

- Lepidoptera:
  - Lepidoptera sp.
- Trichoptera:
  - Trichoptera sp.

Sibirischer Bernstein

- Diptera*):
  - Bombyliidae
    - *Procyrtosia sukatshevae* Zaitzev 1986
    - *Proplatypygus rohdendorfi* Zaitzev 1986
    - *Zarzia zherichini* Zaitzev 1986
  - Ceratopogonidae
    - *Brachypogon frigidus* (Remm 1976)
    - *Leptohelea taimyrica* (Remm 1976)
- Lepidoptera:
  - Incurvariidae
  - Micropterygidae
  - Mnesarchaeidae ?
  - Heteroneura sp.
  - Homoneura
    - Homoneura sp. (Lophocornid-like specimen) Skalski 1976
- Trichoptera:
  - Calamoceratidae oder Odontoceridae
    - *Calamodontus grandaevus* Botosaneanu & Wichard 1983
  - Hydrobiosidae
    - *Palaeohydrobiosis siberambra* Botosaneanu & Wichard 1983
  - Hydroptilidae
  - Leptoceridae
    - *Praeathripsodes jantar* Botosaneanu & Wichard 1983
  - Philopotamidae
    - Philopotamidae g. sp. Botosaneanu & Wichard 1983
  - Polycentropodidae
    - *Archaeopolycentra zherikhini* Botosaneanu & Wichard 1983
    - ? *Holocentropus spurius* Botosaneanu & Wichard 1983
  - Rhyacophilidae
    - *Rhyacophila antiquissima* Botosaneanu & Wichard 1983
  - Sericostomatidae
  - Taymyrelectronidae
    - *Taymyrelectron sukatshevae* Botosaneanu & Wichard 1983
  - Hydropsychoidea
    - Hydropsychoidea inc. sed. Botosaneanu & Wichard 1983

Sizilianischer Bernstein

- Diptera*):
  - Ceratopogonidae
    - ? *Brachypogon* sp.
  - Limoniidae
    - *Pseudolimnophila siciliana* Krzeminski & Skalski 1983
- Lepidoptera:
  - Lepidoptera sp.

Tennessee-Bernstein

- Trichoptera:
  - Philopotamidae
    - ? *Dolophilus praemissus* Cockerell 1916

---

*) Nachtrag zu Spahr 1985.

5. Literatur-Nachtrag

Dieser Literatur-Nachtrag enthält die im Diptera-Nachtrag zitierte Literatur, sowie diejenigen Literaturangaben, die in Keilbachs Bibliographie fehlen, fehlerhaft sind oder zusätzliche Hinweise erfordern. Letztere sind im Katalog durch ein hochgestelltes Kreuz vor der Jahreszahl gekennzeichnet.

Acra, A., Milki, R. & Acra, F. (1972): The occurrence of amber in Lebanon. – L'Association Libanaise pour L'Avancement des Sciences. – Quatrième Reunion scientifique, 14–16 Décembre 1972. Abstracts: 76–77; Beyrouth/Liban.

Andrée, K. (1927): Vom „Ostpreußischen Gold", dem Bernstein, im Allgemeinen und von der Klebs'schen Bernsteinsammlung und ihrer Bedeutung für Königsberg und die Bernsteinforschung im Besonderen. – Königsberger Universitätsbund. Jahresbericht **1926/27**: 18–36, 5 Abb.; Königsberg.

Anonymus (1980): Ambre. – Lithos, **1980/1**: 21–28, 21 Abb.; Nizza.

Ashe, P., Murray, D. A. & Reiss, F. (1987): The zoogeographical distribution of Chironomidae (Insecta: Diptera). – Annales de Limnologie, **23/1**: 27–60, 1 Abb., 7 Tabellen; Paris.

Bachofen-Echt, A. (1928c): – Siehe bei Keilbach (1982): Bachofen-Echt, A. (1928–29).

– (1935): Der Tod im Bernstein. – *In*: Abel, O.: Vorzeitliche Lebensspuren: 601–619, Abb. 495–530; Jena (Fischer).

Banks, N. (1936): Four new Trichoptera from the United States. – Arbeiten über morphologische und taxonomische Entomologie aus Berlin – Dahlem, **3**: 265–268, 9 Abb.; Berlin.

Baroni Urbani, C. & Saunders, J. B. (1983): The fauna of the Dominican Republic amber: The present status of knowledge. – 9a Conferencia geologica del Caribe; Memorias, **1** (1980): 213–223, 1 Abb., 3 Taf.; Santo Domingo.

Barthel, M. & Hetzer, H. (1982): Bernstein-Inklusen aus dem Miozän des Bitterfelder Raumes. – Zeitschrift für angewandte Geologie, **28**: 314–336, 16 Abb., 7 Taf., 2 Diagramme; Berlin.

Beier, M. (1948): Phoresie und Phagophilie bei Pseudoscorpionen. – Österreichische zoologische Zeitschrift, **1**: 441–497, 22 Abb.; Wien.

Betten, C. (1934): The caddis flies or Trichoptera of New York State. – New York State Museum Bulletin, Nr. **292**: 576 S., 61 Abb., 67 Taf.; Albany.

Bloch, M. E. (1776)*): Beytrag zur Naturgeschichte des Kopals. – Beschäftigungen der berlinischen Gesellschaft naturforschender Freunde, **2**: 91–196, 3 Taf.; Berlin.
*) Übernommenes Zitat – Publikation war nicht verfügbar.

Botosaneanu, L. (1981): On a false and a genuine caddis-fly from Burmese amber (Insecta: Trichoptera, Homoptera). – Bulletin Zoologisch Museum Universiteit van Amsterdam, **8/10**: 73–78, 10 Abb.; Amsterdam.

Botosaneanu L. & Levanidova, I. M. (1987): The remarkable genus *Palaeagapetus* Ulmer, 1912 (Hydroptilidae). – Proceedings of the 5th International Symposium on Trichoptera, Lyon, France, 21–26 July 1986. – Series Entomologica, **39**: 43–46, 2 Abb.; Dordrecht, Boston, Lancaster (Junk).

Botosaneanu, L. & Wichard, W. (1981): Trichoptera from the Baltic amber. [Summary]. – Proceedings of the 3rd International Symposium on Trichoptera, Perugia, Juli 28–Aug. 2, 1980. – Series Entomologica, **20**: 31–32, 1 Abb.; The Hague, Boston, London (Junk).

– (1983): Upper Cretaceous Siberian and Canadian amber caddisflies (Insecta: Trichoptera). – Bijdragen tot de Dierkunde, **53**: 187–217, 51 Abb., 2 Taf.; Amsterdam.

– (1984): Upper-Cretaceous amber Trichoptera. – Proceedings of the 4th International Symposium on Trichoptera, Clemson, South Caroline, 11–16 July 1983. – Series Entomologica, **30**: 43–48, 12 Abb.; The Hague, Boston, Lancaster (Junk).

Carpenter, F. M. (1954)*): The Baltic amber Mecoptera. – Psyche, **61**: 31–40, 4 Abb.; Cambridge, Mass.
*) Keilbach (1982) führt diese Publikation irrtümlich unter: Carpenter, F. M. & Hull, F. M. auf. [Hull, F. M. ist jedoch nicht Mitautor].

– (1955): An Eocene *Bittacus* (Mecoptera). – Psyche, **62**: 39–41, 2 Abb.; Cambridge, Mass.

– (1976): Note on *Bittacus validus* in Baltic amber. – Psyche, **82** (1975): 303; Cambridge, Mass.

– (1985): Substitute names for some extinct genera of fossil insects. – Psyche, **92**: 575–582; Cambridge, Mass.

Case, G. R. (1982): A pictorial Guide to Fossils. – 514 S.; New York (Van Nostrand Reinhold Co.).

Cockerell, T. D. A. (1916a): – Siehe bei Keilbach (1982): Cockerell, T. D. A. (1916).

– (1916b)*): Some American fossil insects. – Proceedings of the United States National Museum, **51**, Nr. 2146: 89–106 + Taf. 2; Washington.

*) Bei Keilbach (1982) unter: Cockerell (1917e) aufgeführt, aber unvollständige Literaturangabe.

– (1925): Tertiary Insects from Kudia River, Maritime Province, Siberia. – Proceedings of the United States National Museum, **68**, Art. 5, Nr. 2606: 1–16 + 2 Taf.; Washington.

Common, I. F. B. (1975): Evolution and classification of the Lepidoptera. – Annual Review of Entomology, **20**: 183–203; Palo Alto, California.

Dalman, J. W. (1826): Om Insekter inneslutne i copal; jente beskrifning på några deribland förekommande nya slägten och arter. – Konglig Vetenskaps-academiens Handlingar för år **1825**: 375–410 + 1 Taf.; Stockholm.

Danilevskij, A. S. & Martynova, O. M. (1962): Otrjad Lepidoptera. Babočki, ili češuekrylye. – *In*: Rodendorf, B. B. (Hrsg.): Osnovy Paleontologii. Spravočnik dlja Paleontologov i Geologov SSSR, **15**: Členistonogie, Trachejnye i Chelicerovye: 303–307, Abb. 956–965; Moskva (Akademija Nauk SSSR).

Disney, R. H. L. (1987): Four species of scuttle fly (Diptera: Phoridae) from Dominican amber. – Pan-Pacific Entomologist, **63**: 377–380, 2 Abb.; San Francisco.

Downes, J. A. (1978): Feeding and mating in the insectivorous Ceratopogoninae (Diptera). – Memoirs of the Entomological Society of Canada, **104**: 1–62, 20 Abb.; Ottawa.

Durham, J. W. & Hurd, P. D. (1957): Fossiliferous amber of Chiapas, Mexico. – Bulletin of the Geological Society of America, **68** (Abstracts): 1824; New York.

Evers, J. (1907): Copal-Schmetterlinge. – Entomologisches Jahrbuch, **16**: 129–132, 3 Abb.; Leipzig.

Fischer, F. C. J. (1960): Trichopterorum Catalogus, **1**: IV & 168 S.; Amsterdam (Nederl. Ent. Ver.).

– (1961): Trichopterorum Catalogus, **2**: IV & 189 S.; Amsterdam (Nederl. Ent. Ver.).

– (1962): Trichopterorum Catalogus, **3**: VI & 236 S.; Amsterdam (Nederl. Ent. Ver.).

– (1963): Trichopterorum Catalogus, **4**: VI & 225 S.; Amsterdam (Nederl. Ent. Ver.).

– (1964): Trichopterorum Catalogus, **5**: VI & 213 S.; Amsterdam (Nederl. Ent. Ver.).

– (1965): Trichopterorum Catalogus, **6**: VI & 241 S.; Amsterdam (Nederl. Ent. Ver.).

– (1966): Trichopterorum Catalogus, **7**: III & 161 S.; Amsterdam (Nederl. Ent. Ver.).

– (1967): Trichopterorum Catalogus, **8**: VI & 262 S.; Amsterdam (Nederl. Ent. Ver.).

– (1970): Trichopterorum Catalogus, **11**: VI & 315 S.; Amsterdam (Nederl. Ent. Ver.).

– (1971): Trichopterorum Catalogus, **12** (Supplement to Vol. I & II): VII & 310 S.; Amsterdam (Nederl. Ent. Ver.).

– (1973): Trichopterorum Catalogus Index Vol. I–XV: V & 118 S.; Amsterdam (Nederl. Ent. Ver.).

Grimaldi, D. A. (1987): Amber fossil Drosophilidae (Diptera), with particular reference to the Hispaniolan taxa. – American Museum Novitates, Nr. **2880**: 1–23, 56 Abb.; New York.

– (1988) Relicts in the Drosophilidae (Diptera). – *In*: Zoogeography of Caribbean Insects. (Ed.: Liebherr, J. K.): 183–213, 12 Abb.; Ithaca & London (Comstock Publ. Associates).

– (1989): The genus *Metopina* (Diptera: Phoridae) from cretaceous and tertiary ambers. – Journal of the New York Entomological Society, **97**: 65–72, 14 Abb.; New York.

Grimaldi, D., Beck, C. W. & Boon, J. J. (1989): Occurrence, chemical Characteristics, and Paleontology of the fossil Resins from New Jersey. – American Museum Novitates, Nr. **2948**: 28 S., 13 Abb.; New York.

Grogan, W. L. & Szadziewski, R. (1988): A new biting midge from Upper Cretaceous (Cenomanian) amber of New Jersey (Diptera: Ceratopogonidae). – Journal of Paleontology, **62**: 808–812, 2 Abb.; Ithaca/N. Y.

Grote, [R.] (1901): (Nachrichten aus dem Verein für Schmetterlingsfreunde in Hildesheim). – Insekten-Börse, **18**: 108; Leipzig.

Hagen, H. (1854): Über die Neuropteren der Bernsteinfauna. – Verhandlungen des zoologisch-botanischen Vereins Wien, **4**: 221–232 [nicht: 219–232]; Wien.

– (1856)*): – Siehe: Pictet-Baraban, F. J. & Hagen, H. (1856).

*) Bei Keilbach (1982) teilweise sub: Hagen in Berendt 1856.

– (1864)**): Phryganidarum synopsis synonymica. – Verhandlungen der zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien, **14**: 799–890; Wien.

**) Bei Keilbach (1982) falsche Literaturangabe.

Handlirsch, A. (1925): Palaeontologie. – *In*: Schröder, C. (Hrsg.): Handbuch der Entomologie, **3**: 117–306, Abb. 52–237; Jena (Fischer).

Higler, L. W. G. (1981): Caddis fly systematics up to 1960 and a review of the genera (Insecta: Trichoptera). – Series Entomologica, **20**: 117–126; The Hague, Boston, London (Junk).

Hiura, I. & Miyatake, Y. (1974): Mizunami amber and fossil insects. 1. On the fossil Arthropoda in Mizunami amber from Gifu Prefecture (Pleistocene). – Bulletin(s) of the Mizunami Fossil Museum, Nr. **1**: 385–392, Taf. 111–112; Mizunami, Japan.

Istrati, C. (1898): Quelques nouvelles données relatives à l'étude de la Roumanite (Succin de Roumanie). – Buletinul Societatii de Sciinte din Bucuresci, **7**/3–4: 272–273; Bucuresci.

Jeannel, R. (1942): La genèse des faunes terrestres. VIII & 513 S., 213 Abb., 8 Taf.; Paris (Institut maritime et colonial).

– (1949): Les Insectes. – *In*: Grassé, P. P. (Ed.): Traité de Zoologie, **9**: 1–110, 109 Abb., 1 Taf.; Paris (Masson).

Kalugina, N. S. (1977): Paleontologičeskie dannye i nekotorye voprosy evoljučii Culicoidea i Chironomoidea (Diptera). – *In*: Gorodkov, K. B. (Red.): Sistematika i evoljucija dvukrylych nasekomych: 25–30; Leningrad (Akad. Nauk SSSR – Zool. Inst.).

Kolbe, H. (1925): Vergleichender Blick auf die rezente und fossile Insektenwelt Mitteleuropas, und eine Erinnerung an meine Abhandlung über „Problematische Fossilien aus dem Culm". – Deutsche entomologische Zeitschrift, **1925**: 147–162; Berlin.

Kosmowska-Ceranowicz, B. & Popiołek, J. (1981): O zbiorach bursztynu w Polsce na podstawie niepublikowanych maszynopisów Adama Chetnika z lat 1951–1958. [Summary, p. 28–29: On amber collections in Poland on the basis of unpublished Adam Chetnik's manuscripts from 1951–1958]. – Prace Muzeum Ziemi, **34**: 3–29, 23 Abb.; Warszawa.

Kozlov, M. V. (1987a): Novye molevidnye Češuekrylye iz Baltijskogo jantarja. – Paleontologičeskij Žurnal, **1987**, Nr. 4: 59–68, 5 Abb.; Moskva. [Siehe engl. Übersetzung: Kozlov (1987b)].

– (1987b): New moth-like Lepidoptera from the Baltic amber. – Paleontological Journal, **21**, Nr. 4: 56–65, 5 Abb.; New York. [Engl. Übersetzung von Kozlov (1987a)].

Kristensen, N. (1981): (Revisionary note Nr. 423). *In*: Hennig, W.: Insect Phylogeny: 412–413; Chichester, New York u. a. (Wiley, J. & sons).

Kristensen, N. & Nielsen, E. S. (1979): A new subfamily of Micropterigid moths from South America. A contribution to the morphology and phylogeny of the Micropterigidae, with a generic catalogue of the family (Lepidoptera: Zeugloptera). – Steenstrupia, **5**: 69–147, 92 Abb.; Copenhagen.

Krzemiński, W. (1985a): Limoniidae (Diptera Nematocera) from Baltic amber (in the collection of the Museum of the Earth in Warsaw). Part I. Subfamily Limoniinae. – Prace Muzeum Ziemi, **37**: 113–117, 11 Abb.; Warszawa.

– (1985b): A representative of Trichoceridae (Diptera Nematocera) from Baltic amber (in the collection of the Museum of the Earth in Warsaw). – Prace Muzeum Ziemi, **37**: 119–121, 4 Abb.; Warszawa.

Krzemiński, W. & Skalski, A. W. (1983): *Pseudolimnophila siciliana* sp. n. from Sicilian amber (Diptera, Limoniidae). – Animalia, **10**: 303–307, 4 Abb.; Catania.

Krzemiński, W. & Teskey, H. J. (1987): New taxa of Limoniidae (Diptera: Nematocera) from Canadian amber. — The Canadian Entomologist, **119**: 887—892, 8 Abb.; Ottawa.

Kulicka, R. (1984): Zbiór inkluzji zwierzęcych w bursztynie Muzeum Ziemi PAN. — Przeglad zoologiczny, **28/3**: 387—389 (97—99)*); Wroclaw.
*) Publikation doppelt paginiert.

— (1985): Inkluzje zwięrzece w bursztynie bałtyckim w zbiorach Muzeum Ziemi PAN w Warszawie. — Wiadomości Entomologiczne, **6**: 179—186, 8 Abb.; Warszawa.

Kulicka, R., Krzemiński, W. & Szadziewski, R. (1985): Kolekcja muchówek (Diptera Nematocera) w bursztynie bałtyckim ze zbiorów Muzeum Ziemi PAN w Warszawie. [Summary, p. 111: A collection of Diptera Nematocera in Baltic amber at the Museum of the Earth in Warsaw]. — Prace Muzeum Ziemi, **37**: 105—111; Warszawa.

Kuznecov, N. Ja. (1941): — Siehe bei Keilbach (1982): Kuznetsov, N. J., in der Artenliste teilweise auch: Kusnezov.

Laurentiaux, D. (1953): Classe des Insectes (Insecta Linné, 1758). — *In*: Piveteau, J. (Ed.): Traité de Paléontologie, **3**: 397—527, 106 Abb., 1 Taf.; Paris (Masson).

Leestmans, R. (1980): S. G. Larsson, Baltic Amber. — A Palaeobiological Study, Entomonograph, Vol. I 1978 (Scandinavian Science Press Ltd., Klampenborg, Danmark): I—192. [Referat]. — Linneana Belgica, **8**: 140; Bruxelles.

— (1983): Les Lépidoptères fossiles trouvés en France (Insecta Lepidoptera). — Linneana Belgica, **9**: 64—89, 25 Abb.; Bruxelles.

Lestage, J. A. (1923): Un Trichoptère „alpin" (*Lithax niger* Hag.) dans la faune rhéophile belge. — Annales de Biologie lacustre, **12**: 329—333; Bruxelles.

Lutz, H. (1985): Eine fossile Stechmücke aus dem Unter-Oligozän von Céreste, Frankreich. (Diptera: Culicidae). — Paläontologische Zeitschrift, **59**: 269—275, 5 Abb., 1 Diagramm; Stuttgart.

Mac Alpine, J. F.: — Siehe: McAlpine, J. F.

Malicky, H. (1973): Tichoptera (Köcherfliegen). — Handbuch der Zoologie **4** (2) 2/29: 114 S., 96 Abb.; Berlin (De Gruyter).

— (1977): Übersicht über Ökologie und Zoogeographie der Binnenwassertiere der Ägäischen Inseln. — Biologia Gallo-Hellenica, **6**: 171—238, 14 Abb.; Athènes.

Marshall, J. E. (1979): A review of the genera of the Hydroptilidae (Trichoptera). — Bulletin of the British Museum (Natural History), Ent. ser., **39/3**: 135—239, 150 Abb.; London.

Martynov, A. V. (1913)*): [Zur Kenntnis der Trichopterenfauna des Kaukasus I]. — Raboty is Laboratorii Soologitscheskago Kabineta Imperatorskago Warschawskago Universiteta (1912) **1913**: 1—111, 9 Taf.; Warschawa.
*) Übernommenes Zitat — Publikation war nicht verfügbar.

Martynova, O. M. (1962a): Otrjad Mecoptera. Skorpionnicy. — *In*: Rodendorf, B. B. (Hrs.): Osnovy Paleontologii. Spravočnik dlja Paleontologov i Geologov SSSR, **15**: Clenistonogie, Trachejnye i Chelicerovye: 283—294, Abb. 883—927; Moskva (Akademija Nauk SSSR).

— (1962b): Otrad Trichoptera. Ručejniki. — *In*: Rodendorf, B. B. (Hrsg.): Osnovy Paleontologii. Spravočnik dlja Paleontologov i Geologov SSSR, **15**: Clenistonogie, Trachejnye i Chelicerovye: 294—302, Abb. 928—955; Moskva (Akademija Nauk SSSR).

McAlpine, D. K. (1978): Description and biology of a new genus of flies related to *Anthoclusia* and representing a new family (Diptera, Schizophora, Neurochaetidae). — Annals of the Natal Museum, **23**: 273—295, 28 Abb., 1 Tab.; Pietermaritzburg.

— (1988a): Studies in upside-down flies (Diptera: Neurochaetidae). Part I. Systematics and Phylogeny. — Proceedings of the Linnean Society of New South Wales, **110** (1987): 31—58, 30 Abb.; Sydney.

— (1988b): Studies in upside-down flies (Diptera: Neurochaetidae). Part II. Biology, Adaptions, and specific mating Mechanisms. — Proceedings of the Linnean Society of New South Wales, **110** (1987): 59—82, 6 Abb.; Sydney.

McAlpine, J. F. & Martin, J. E. H. (1969): — Bei Keilbach (1982) irrtümlich unter: Mac Alpine, J. F. & Martin, J. E. H.

Meder, H. (1987): Fossilien in Dominikanischem Bernstein. — Zeiss Infornation, **29** (1986/87), Heft 99: 44—45, 8 Abb.; Oberkochen.

MEY, W. (1985): Die Köcherfliegen des Sächsischen Bernsteins (I). (Trichoptera). – Deutsche entomologische Zeitschrift, N. F. **32**: 275–278, 5 Abb.; Berlin.

– (1986): Die Köcherfliegen des Sächsischen Bernsteins (II). (Trichoptera). – Deutsche entomologische Zeitschrift, N. F. **33**: 241–248, 15 Abb.; Berlin.

– (1988): Die Köcherfliegen des Sächsischen Bernsteins (III). (Trichoptera). – Deutsche entomologische Zeitschrift, N. F. **35**: 299–309, 24 Abb.; Berlin.

MONTGOMERY DE MERETTE, L. (1984): L'Ambre de St. Domingue. – Monde & Mineraux, **10**, Nr. 61: 36–37, 40–41, 3 Abb.; Paris.

MÜLLER, A. H. (1963): Lehrbuch der Paläozoologie, **2**, Teil III: XVIII & 698 S., 854 Abb.; Jena (Fischer). – [2. Aufl.: 1978]

PICTET, F. J. (1854): Insectes. – *In*: PICTET, F. J.: Traité de Paléontologie ou Histoire naturelle des Animaux fossiles, 2. Ed., **2**: 301–405, Tafelbd.: 24–25 (Tafel-Erklärung zu Taf. XL), Taf. XL; Paris (Baillière).

– (1856)*): – Siehe: PICTET-BARABAN, F. J. & HAGEN, H. (1856).
*) Bei KEILBACH (1982) teilweise sub: PICTET in BERENDT 1856).

PICTET-BARABAN, F. J. & HAGEN, H. (1856): Die im Bernstein befindlichen Neuropteren der Vorwelt. – *In*: BERENDT, G. C. (Hrsg.): Die im Bernstein befindlichen organischen Reste der Vorwelt, **2**, II. Abth.*): 41–122, 124–125, Taf. V–VIII; Berlin (Nicolai).
*) Nicht: I. Abth. – wie HANDLIRSCH (1906–08) u. nachfolgende Autoren irrtümlich angeben.

POINAR, G. O. (1984): Fossil evidence of Nematode parasitism. – Revue de Nématologie, **7**: 201–203, 2 Abb.; Paris.

POINAR, G. O. & HESS, R. (1985): Preservative qualities of recent and fossil resins: Electron micrograph studies on tissue preserved in Baltic amber. – Journal of Baltic Studies, **16**: 222–230, 8 Abb.; Mahwah/New Jersey.

PONOMARENKO, A. G. & SCHULTZ, O. (1988): Typen der geologisch-paläontologischen Abteilung: Fossile Insekten. – Kataloge der wissenschaftlichen Sammlung des Naturhistorischen Museums in Wien, **6**, Paläozoologie Heft 1: 39 S., 14 Taf.; Wien.

REBEL, H. (1936a)*): Bernstein-Lepidopteren. – Deutsche entomologische Zeitschrift „Iris", **49** (1935–36), Heft 4: 162–186, 17 Abb.; Dresden.
*) Bei KEILBACH (1982) unter: REBEL, H. (1935). [REBEL zitiert diese Publikation selbst unter 1935, jedoch erschien Heft 4, das die Publikation enthält, erst 1936. Auch im Zool. Record u. Nomenclator zool. ist als Erscheinungsjahr jeweils 1936 angegeben.]

– (1936b): – Siehe bei KEILBACH (1982): REBEL, H. 1936.

REINICKE, R. (1986): Bernstein – Gold des Meeres. 80 S., zahlreiche Illustrationen; Rostock (Hinstorff).

ROBINSON, G. S. (1986): Fungus moths: a review of the Scardiinae (Lepidoptera: Tineidae). – Bulletin of the British Museum (Natural History), Ent. ser., **52**/2: 37–181, 200 Abb.; London.

RODENDORF, B. B. & ŽERICHIN, V. V. (1974): Paleontologija i ochrana prirody. – Priroda, **1974**, Nr. 5: 82–91, 7 Abb.; Moskva.

ROSS, H. H. (1951): Phylogeny and biogeography of the caddisflies of the genera *Agapetus* and *Electragapetus* (Trichoptera: Rhyacophilidae). – Journal of the Washington Academy of Sciences, **41**: 347–356, 23 Abb.; Washington.

– (1958)*): The Cretaceous caddisfly, *Dolophilus praemissus* COCKERELL. – Proceedings of the 10th International Congress of Entomology, Montreal, August 17–25, 1956, **1** (1958): 849.
*) Bei KEILBACH (1982) im Literaturverzeichnis unvollständiges Literaturzitat unter: ROSS, H. H. 1956.

– (1965): The evolutionary history of *Phylocentropus* (Trichoptera: Psychomyiidae). – Journal of Kansas Entomological Society, **38**: 398–400, 2 Abb.; Manhattan/Kansas.

– (1967): The evolution and past dispersal of the Trichoptera. – Annual Review of Entomology, **12**: 169–206, 14 Abb.; Palo Alto/California.

RÜFFLE, L. & HELMS, J. (1970) [Ergänzung zur Literaturangabe von KEILBACH (1982)]: 6 Abb., 2 Taf. + Farbtaf. S. 326.

SATTLER, K. (1973): A catalogue of the family-group and genus-group names of the Gelechiidae, Holcopogonidae, Lecithoceridae and Symmocidae (Lepidoptera). – Bulletin of the British Museum (Natural History), Ent. ser., **28**/4: 153–282; London.

Schepdael, J. van (1974): Macrolépidoptères fossiles du domaine paléarctique. La paléontologie au service de l'ecologie. – Les Naturalistes belges, **55**: 3–37, 6 Abb.; Bruxelles.

Schlee, D. (1980): Bernstein-Raritäten. Farben, Strukturen, Fossilien, Handwerk. 88 S., 145 Farbfotos; Stuttgart (Staatl. Mus. f. Naturkunde Stuttgart).

– (1984): Besonderheiten des Dominikanischen Bernsteins. – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Ser. C, Nr. **18**: 63–71, 2 Abb., Farbtaf. 12–24; Stuttgart.

Schlee, D. & Glöckner, W. (1978): Bernstein. Bernsteine und Bernsteinfossilien. – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Ser. C, Nr. **8**: 72 S., 10 Abb., 16+2 Farbtaf.; Stuttgart.

Schlüter, T. (1978): Zur Systematik und Palökologie harzkonservierter Arthropoda einer Taphozönose aus dem Cenomanium von NW-Frankreich. – Berliner geowissenschaftliche Abhandlungen, A, **9**: 1–150, 99 Abb., 10 Tab., 13 Taf.; Berlin.

Schubert, K. (1961): Neue Untersuchungen über Bau und Leben der Bernsteinkiefern [*Pinus succinifera* (Conw.) emend.]. – Beihefte zum geologischen Jahrbuch, Heft **45**: 149 S., 21 Taf.; Hannover.

Schürmann, A. (Farbaufn.: Schlee, D.) (1989): Harzreise durch die Jahrmillionen. – Kosmos **1989**, Heft 6: 8–17, 10 Farbaufn.; Stuttgart.

Schumann, H. & Wendt, H. (1989): Zur Kenntnis der tierischen Inklusen des Sächsischen Bernsteins. – Deutsche entomologische Zeitschrift, **36**: 33–44; Berlin.

Sherichin, W. W. – Siehe: Žerichin, V. V.

Skalski, A. W. (1977)*): Studies on the Lepidoptera from fossil resins. Pt. I. General remarks and descriptions of new genera and species of the families Tineidae and Oecophoridae from Baltic amber. – Prace Muzeum Ziemi, **26**: 3–24 + 10 Taf.; Warszawa.

*) Bei Keilbach (1982) im Literaturverzeichnis irrtümlich unter: Skalski, A. W. (1976a).

– (1979a): – Siehe bei Keilbach (1982): Nachtrag zur Bibliographie, S. 391. [Ergänzung: 12 Abb., 2 Taf.; Warszawa].

– (1979b) [Berichtigung und Ergänzung der Literaturangabe bei Keilbach (1982) im Nachtrag zur Bibliographie, S. 391]: Nota lepidopterologica, **2**: 61–66 [nicht: 1–66], 3 Abb.; Karlsruhe.

– (1979c) [Berichtigung und Ergänzung der Literaturangabe bei Keilbach (1982) im Nachtrag zur Bibliographie, S. 391]: Novyj predstavitel semejstva Micropterigidae (Lepidoptera) iz nižnego mela Zabaykalja. – Paleontologičeskij Žurnal **1979**, Nr. 2: 90–97, 6 Abb., Taf. IX+X; Moskva. [Siehe engl. Übersetzung: Skalski, A. W. (1979e).]

– (1979d) [Ergänzung (russ. Titel)*) der Literaturangabe bei Keilbach (1982) im Nachtrag zu Bibliographie, S. 391]: K genezisu Lepidopterofauny zapadnoj palearktiki v svete iskopaemych materialov.

*) Publikation, einschließlich Titel, nur in russisch.

– (1979e): A new member of the family Micropterigidae (Lepidoptera) from the Lower Cretaceous of Transbaikalia. – Paleontological Journal **1979**: 206–214, 6 Abb.. Taf. IX+X; Washington. [Engl. Übersetzung von: Skalski (1979c).]

– (1984): Mesozoic Lepidoptera with emphasis to early evolution of the order. – Proceedings of the 17th International Congress of Entomology, Hamburg, 20.–26. 8. 1984: 8.

– (1985a): Stan badań nad inkluzjami zwierzęcymi w bursztynie bałtyckim. – Wiadomości Entomologiczne, **6**: 167–178, 2 Abb.; Warszawa.

– (1985b): Motyle (Lepidoptera) w bursztynie bałtyckim. – Wiadomości Entomologiczne, **6**: 207–210; Warszawa.

– (1985c): Uwagi o faunie bursztynie sycylijskim i apenińskim. – Wiadomości Entomologiczne, **6**: 215–218; Warszawa.

Spahr, U. (1985): Ergänzungen und Berichtigungen zu R. Keilbachs Bibliographie und Liste der Bernsteinfossilien – Ordnung Diptera. – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Ser. B, Nr. **111**: 146 S.; Stuttgart.

– (1987): Ergänzungen und Berichtigungen zu R. Keilbachs Bibliographie und Liste der Bernsteinfossilien – Ordnung Hymenoptera. – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Ser. B, Nr. **127**: 121 S.; Stuttgart.

– (1988): Ergänzungen und Berichtigungen zu R. Keilbachs Bibliographie und Liste der Bernsteinfossilien – Überordnung Hemipteroidea. – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Ser. B, Nr. **144**: 60 S.; Stuttgart.

Statz, G. (1936): Über neue Funde von Neuropteren, Panorpaten und Trichopteren aus den tertiären Schiefern von Rott am Siebengebirge. – Decheniana, **93**: 208–255, 28 Abb.; Bonn.

Szadziewski, R. (1984): Niezwykłe narządy strydulacyjne u eoceńskich muchówek z rodziny Ceratopogonide (Diptera). – Wiadomości Entomologiczne, **5**: 37–40, 5 Abb.; Warszawa.

– (1985): Biting midges of the genus *Eohelea* Petrunkevitch (Insecta, Diptera, Ceratopogonidae) from Baltic amber (in the collection of the Museum of the Earth). – Prace Muzeum Ziemi, **37**: 123–129, 25 Abb.; Warszawa.

– (1988): Biting midges (Diptera, Ceratopogonidae) from Baltic amber. – Polskie Pismo Entomologiczne, **57**: 3–283, 769 Abb., 3 Tabellen; Warszawa.

Szadziewski, R. & Szadziewska, M. M. (1985): *Culex erikae* sp. n. (Diptera, Culicidae) from the Baltic amber. – Polskie Pismo Entomologiczne, **55**: 513–518, 10 Abb.; Warszawa.

Tillyard, R. J. (1926): The Insects of Australia and New Zealand. 560 S.; Sidney (Angus & Robertson).

Ulmer, G. (1951): Köcherfliegen (Trichopteren) von den Sunda-Inseln (Teil I). – Archiv für Hydrobiologie, Suppl. **19**: 528 S., 28 Taf.; Stuttgart.

Weitschat, W. (1987): Bernstein der Insel Sylt. – *In*: Hacht, U. (Hsg.): Fossilien von Sylt: 109–121, 4 Abb.; Hamburg.

Whalley, P. (1978): New taxa of fossil and recent Micropterigidae with a discussion of their evolution and a comment on the evolution of Lepidoptera (Insecta). – Annals of the Transvaal Museum, **31/8**: 71–86, 2 Abb., Taf. 11–14; Pretoria.

– (1986): A review of the current fossil evidence of Lepidoptera in the Mesozoic. – Biological Journal of the Linnean Society of London, **28**: 253–271, 18 Abb.; London.

– (1988): Insect evolution during the extinction of the Dinosauria. – Entomologia generalis, **13**: 119–124, 2 Abb.; Stuttgart.

Wichard, W. (1981): Köcherfliegen des Dominikanischen Bernsteins. I. *Ochrotrichia doehleri* sp. nov. (Trichoptera, Hydroptilidae). – Mitteilungen der Münchner entomologischen Gesellschaft, **71**: 161–162, 1 Abb.; München.

– (1983a): Köcherfliegen des Dominikanischen Bernsteins. II. Fossile Arten der Gattung *Chimarra* (Trichoptera, Philopotamidae). – Mitteilungen der Münchner entomologischen Gesellschaft, **72** (1982): 137–145, 9 Abb.; München.

– (1983b): Köcherfliegen des Dominikanischen Bernsteins. III. *Chimarra succini* n. sp. (Stuttgarter Bernsteinsammlung: Trichoptera, Philopotamidae). – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Ser. B, Nr. **95**: 8 S., 9 Abb.; Stuttgart.

– (1984): Fossil caddisflies in fossil resins. – Proceedings of the 4th International Symposium on Trichoptera, Clemson, South Caroline, 11–16 July 1983. – Series Entomologica, **30**: 441–444, 1 Abb., 1 Tabelle; The Hague, Boston, Lancaster (Junk).

– (1985): Köcherfliegen des Dominikanischen Bernsteins. IV. *Antillopsyche oliveri* spec. nov. (Trichoptera, Polycentropodidae). – Studies on Neotropical Fauna and Environment, **20**: 117–124, 8 Abb.; Lisse, The Netherlands.

– (1986a): Köcherfliegen des Dominikanischen Bernsteins. V. *Palaehydropsyche fossilis* gen.n. sp.n. (Trichoptera, Hydropsychidae). – Studies on Neotropical Fauna and Environment, **21**: 189–195, 2 Abb.; Lisse, The Netherlands.

– (1986b): Köcherfliegen des Baltischen Bernsteins. 1. *Marilia altrocki* sp.n. (Trichoptera, Odontoceridae) der Bernsteinsammlung Bachofen-Echt. – Mitteilungen der Bayrischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, **26**: 33–40, 7 Abb.; München.

– (1987): Caribbean amber caddisflies – biogeographical aspects. – Proceedings of the 5th International Symposium on Trichoptera, Lyon, 21–26 July 1986. – Series Entomologica, **39**: 67–69; Dordrecht, Boston, Lancaster (Junk).

Willemstein, S. C. (1987): An evolutionary basis for pollination ecology. – Leiden botanical Series, **10**: VIII & 425 S., Leiden (E. J. Brill).

Willmann, R. (1977a): Zur systematischen Stellung von *Austropanorpa* (Insecta, Mecoptera) aus dem Alttertiär Australiens. — Paläontologische Zeitschrift, **51**: 12–18, 5 Abb.; Stuttgart.

— (1977b): Zur Phylogenie der Panorpiden Europas (Insecta, Mecoptera). — Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung, **15**: 208–231, 29 Abb.; Hamburg, Berlin.

— (1978): Mecoptera (Insecta, Holometabola). — Fossilium Catalogus I: Animalia (Ed.: F. Westphal), Pars **124**: 139 S.; The Hague (Junk).

— (1989): Evolution und phylogenetisches System der Mecoptera (Insecta: Holometabola). — Abhandlungen der Senckenbergischen naturforschenden Gesellschaft, **544**: 1–153, 152 Abb.; Frankfurt.

Wirth, W. W., Ratanaworabhan, N. C. & Blanton, F. S. (1974): Synopsis of the genera of Ceratopogonidae (Diptera). — Annales de Parasitologie humaine et comparée, **49**: 595–613; Paris.

Witztum, A. & Parthasarathy, M. V. (1985): Observation with the scanning electron microscope of a fly captured in amber. — Proceedings of the entomological Society of Washington, **87**: 676–677, 4 Abb.; Washington.

Zaguljaev, A. K. (1966a): Moli-trutovki podsemejstva Scardiinae (Lepidoptera, Tineidae) i ego novye vidy. — Entomologičeskoe Obozrenie, **45**: 634–644, 5 Abb.; Moskva. [Siehe engl. Übersetzung: Zaguljaev, A. K. (1966b).]

— (1966b): The subfamily Scardiinae (Lepidoptera, Tineidae) and some new species of it. — Entomological Review, **45**: 359–364, 5 Abb.; Washington. [Engl. Übersetzung von: Zaguljaev, A. K. (1966a).]

— (1973): Nastojaščie moli (Tineidae) podsemejstvo Scardiinae. — Fauna SSSR. Nasekomye Češuekrylye, **4**, vyp. 4: 127 S. — Akademija Nauk SSSR, Zoologiceskij Institut, Novaja serija Nr. 104; Leningrad.

Zaitzev, V. F. (1986): Novye vidy iskopaemych melovych much-žužžal i obsor paleontologičeskich dannych po sem. Bombyliidae (Diptera). — Entomologičeskoe Obozrenie, **65**: 815–825, 14 Abb.; Moskva. [Siehe engl. Übersetzung: Zaitzev, V. F. (1987).]

— (1987): New species of Cretaceous fossil bee flies and a review of paleontological data on the Bombyliidae (Diptera). — Entomological Review, **66**, Nr. 3: 150–160, 14 Abb.; New York. [Engl. Übersetzung von: Zaitzev, V. F. (1986).]

Zaytsev, V. F. — siehe: Zaitzev, V. F.

Žerichin, V. V. (1978): Razvitie i smena melovych i kajnozojskich faunističeskich kompleksov (Trachejnye i Chelicerovye). — Trudy paleontologičeskogo Instituta, **165**: 1–198, 20 Abb., 3 Tabellen; Moskva (Akademija Nauk SSSR).

Žerichin, V. V. & Sukačeva, I. D. (1973): O melovych nasekomonosnych „Jantarjach“ (Retinitach) severa Sibiri. — Doklady na dvadcat četvertom ežegodnom čtenii pamjati N. A. Cholodkovskogo, 1–2 aprelja 1971. — Voprosy paleontologii nasekomych: 3–48, 7 Abb., 11 Tabellen; Leningrad 1973 (Nauka).

Zeuner, F. E. (1942): Two new fossil butterflies of family Pieridae. — The Annals and Magazine of natural History, Ser. 11, **9**: 409–416, 1 Abb.; London.

— (1943): On recent and fossil *Pseudonaclia* Butler (Lep., Amatidae). — The Annals and Magazine of natural History, Ser. 11, **10**: 140–144, 2 Abb.; London.

6. Index

A
Adela 28
Adelidae 28
Adelites 28
Adelomyia 70
Agapetus 50
Agraylea 53
Alisotrichia 53, 73
Allotrichia 53
Alluaudomyia 8
Amatidae 42
Amictites 7
Androgynus 43
Angerona 30, 42
Anisopodidae 6, 71
Anthoclusia 24
Antillopsyche 61, 73
Anybia 29
Aphelocheira 61
Archaeocrunoecia 54
Archaeoneureclipsis 61
Archaeopolycentra 61, 75
Archaeotinodes 48, 67, 72
Architinea 38
Arctia 28
Arctiidae 28
Argyresthiidae 28
Argyresthites 28
Asilidae 6
Asteiidae 6
Atopsychidae 47, 73
Atopsyche 47, 73
Atrichopogon 8, 71
Atriculicoides 8
Aulacomyia 69

B
Baeohelea 9
Baltonides 31
Belenois 43
Beraeidae 47
Beraeodes 47
Bereodes 47
Bezzia 9
Bibionidae 6
Bittacidae 44
Bittacus 44
Bombyliidae 6, 71, 75
Borkhausenites 34
Brachycentridae 47
Brachycentrus 48
Brachypogon 9, 71, 75
Burminoptila 53, 72

C
Calamoceratidae 48, 75
Calamodontus 48, 75
Campsiophora 50, 73
Cecidomyiidae 7, 74
Ceratoculicoides 10
Ceratopalpomyia 10
Ceratopogon 10, 71
Ceratopogonidae 7, 71, 72, 74, 75
Ceratopogoninae 8, 74
Ceratopogonini 8
Cernotina 61, 73
Chaoboridae 20
Charaxes 43
Charidea 42
Charideidae 42
Cheilotrichia 22, 71
Chimarra 58, 73
Chironomidae 20, 74
Chrysoesthiidae 29, 30
Chymomyza 21, 73
Cosmopterygidae 29, 74
Ctenuchidae 42
Cubanoptila 50, 73
Culex 20
Culicidae 20
Culicoides 12, 71, 72, 74
Culicoidini 8, 74
Cyrnus 61

D
Dasyhelea 13, 71
Dasyheleinae 8
Depressarites 35
Dicranomyia 22, 71
Dicranoptycha 22
Diopsidae 20, 71
Diplectrona 52
Diptera 6, 26, 71, 72, 73, 74, 75
Dixidae 20, 71
Dohrniphora 24, 73, 74
Dolichopodidae 20
Dolophilus 58, 75
Drosophila 21, 73
Drosophilidae 20, 73, 74
Drosophilinae 20, 21, 73
Dyseriocrania 30
Dysmasiites 38

E
Ecnomidae 48, 72
Ectoedemia 34
Elachistidae 29

Elachistites 29
Electra 25
Electracanthinus 59
Electragapetus 50
Electralberta 49, 73
Electralbertidae 49, 73
Electraulax 54
Electresia 41
Electrobittacus 45
Electrocerum 57
Electrocrania 30
Electrocrunoecia 54
Electrodiplectrona 52
Electrohelicopsyche 51
Electromeessia 39
Electropanorpa 45, 46
Electrophortica 21
Electropsilotes 57
Electrotrichia 53
Empeda 22, 71
Empididae 22
Eohelea 13, 71
Epiborkhausenites 35
Epinomeuta 31
Eriocraniidae 29
Eriopterinae 22
Erotesis 55, 72
Ethmiidae 30, 74
Eucosminae 41
Euprojoannisia 14, 15

F
Fanthamia 11
Forcipomyia 14, 71
Forcipomyiinae 8
Fossihelea 16

G
Ganonema 48
Gedanohelea 16
Gelechiidae 30, 74
Gelechiodeorum 30
Geometridae 30, 42
Georgium 48
Glaesamictus 7
Glendotricha 37
Glesseumeyrickia 35
Glessoscardia 39
Glossosoma 50
Glossosomatidae 50, 73
Goera 50
Goeridae 50
Gracillariidae 30
Gracillariites 30

H
Helicopsyche 51, 73
Helicopsychidae 51, 73
Heliodinidae 30
Heliozelidae 31
Helius 22
Hesperiidae 43
Heteromyiini 8
Heteroneura 27, 72, 75
Hexatominae 22
Hirtodrosophila 21
Hofmannophila 36
Holocentropus 61, 72, 75
Homoneura 27, 75
Hydrobiosidae 51, 75
Hydronautia 48
Hydropsyche 52
Hydropsychidae 51, 72, 73
Hydropsychoidea 47, 75
Hydroptila 53
Hydroptilidae 53, 72, 73, 74, 75
Hydrorchestria 53
Hyperythra 42
Hyponomeutidae 31, 43

I
Incurvariidae 31, 74, 75
Incurvarites 32
Isohelea 9

J
Johannsenomyia 16
Johanssonia 34
Junonia 43

L
Lasiohelea 14, 15, 16
Lechriinae 22
Lepidoptera 26, 42, 72, 73, 74, 75
Lepidostoma 55
Lepidostomatidae 54
Leptoceridae 55, 72, 73, 75
Leptocerus 56
Leptoconopinae 8
Leptoconops 16
Leptohelea 17, 75
Leptonema 52, 73
Limnephilidae 56, 71
Limnephilus 56
Limonia 23, 72
Limoniidae 22, 71, 72, 75
Limoniinae 22
Liparidae 43
Lithax 50
Lophocornidae 32
Lycaenidae 32
Lycaenites 32
Lyonetiidae 32
Lype 67, 72

M

Macalpina 23, 72
Maniconeurodes 55
Mantohelea 17
Marilia 57
Martynea 39
Mecoptera 44, 46, 74
Megaselia 24, 73
Metopina 24, 73, 74
Meunierohelea 17
Microlepidoptera 27, 72
Microperittia 29
Micropterygidae 32, 72, 73, 74, 75
Micropteryx 33
Microsymmocites 36
Milichiidae 24, 74
Miomyia 21, 73
Mnemonica 30
Mnesarchaeidae 34, 75
Molanna 57
Molannidae 57
Molannodes 57
Monohelea 17, 71
Monopibaltia 39
Mormonia 55
Mycetophilidae 24
Mystacides 56

N

Nannohelea 18
Nectopsyche 56, 73
Neoborkhausenites 36
Neotanygastrella 21, 74
Nepticulidae 34
Neureclipsis 63
Neurochaetidae 24
Neurohelea 18
Noctuidae 34
Nyctiophylacodes 64
Nyctiophylax 63
Nymphalidae 43

O

Ochrotrichia 54, 73
Odontoceridae 57, 75
Odontocerus 58
Oecacta 12, 13
Oecophoridae 34
Oegoconiites 38
Ogmomyia 70
Oligotrichocera 26
Orthocladiinae 20, 74
Oxyethira 54, 73

P

Palaeagapetus 50, 54
Palaehydropsyche 52, 73
Palaeoamictus 7
Palaeocrunoecia 55
Palaeodepressaria 36
Palaeoelachista 29
Palaeogonomyia 23
Palaeohelicopsyche 51
Palaeohydrobiosis 51, 75
Palaeoinfurcitinea 39
Palaeolepidostoma 55
Palaeopoecilostola 23, 71
Palaeoscardiites 39
Palaeotinea 39
Palpomyia 18
Palpomyiini 8
Panorpa 45
Panorpidae 45, 74
Panorpodes 46
Panorpodidae 46
Papilio 37
Papilionidae 37, 43
Paraborkhausenites 36
Paracorsomyza 7
Paragrionympha 33
Parasabatinca 33, 74
Perissomyia 70
Phalaena 42
Phaloniinae 41
Philopotamidae 58, 72, 73, 75
Philopotamus 59
Phoridae 24, 73, 74
Phryganea 60
Phryganeidae 60
Phryganeolitha 61, 64
Phylocentropus 65
Physohelea 18
Phytohelea 14, 15
Pieridae 43
Plecophlebus 58
Plectrocnemia 65, 72
Plutellidae 37
Polycentropodidae 60, 72, 73, 75
Polycentropus 66
Potamyia 52
Praeathripsodes 56, 75
Praemendesia 29
Precis 43
Prioriphora 25
Procyrtosia 7, 75
Prolyonetia 32
Prophalonia 32
Proplatypygus 7, 75
Proscardiites 39
Protochymomyza 21, 73
Protoculicoides 18
Protoloewinella 6
Pseudoberaeodes 69
Pseudocephitinea 40

Pseudolimnophila 23, 75
Pseudonaclia 42
Psyche 37
Psychidae 37
Psychodidae 25, 74
Psychomyia 68
Psychomyidae 67, 72
Pyralidae 37, 43

R
Rachiceridae 25
Rhabdoceras 48
Rhabdomastix 23, 71
Rhagionidae 25, 71
Rhopobota 41
Rhyacophila 68, 72, 75
Rhyacophilidae 68, 72, 75

S
Sabatinca 33, 72
Sacandaga 23
Satyridae 43
Scaptomyza 21, 73
Scardiites 40
Scatopsidae 25, 71
Schiffermuelleria 36
Sciadophora 25
Sciara 25
Sciaridae 25, 74
Scythrididae 37
Scythropites 37
Sericostoma 69
Sericostomatidae 69, 74, 75
Serromyia 19, 71
Sesia 38
Sesiidae 38
Setodes 56
Silo 51
Simuliidae 25, 71
Simulotinea 40
Spatalistiforma 41
Sphaleropalpus 69
Sphingidae 38
Sphinx 38
Stenopsyche 70
Stenopsychidae 70
Stenoptilomyia 70
Sterrhopteryx 37
Stilobezzia 19, 71
Stilobezziini 8, 72
Succinasteia 6
Symmocidae 38
Symmocites 36
Syntomidae 44
Syntomis 44
Syrphidae 26, 71

T
Tanyderidae 26
Tanysphyra 23, 71
Taymyrelectron 70, 75
Taymyrelectronidae 70, 75
Thaumastoptera 23
Tillyardinea 40
Tinea 40
Tineidae 38, 44, 74
Tineites 40
Tineoidea 28
Tineolamima 40
Tineosemopsis 40
Tinodes 68
Tipula 26, 72
Tipulidae 26, 72
Tortricibaltia 41
Tortricidae 41, 44, 74
Tortricidrosis 41
Tortrix 41
Trecela 25
Trichocera 26, 72
Trichoceridae 26, 72
Trichohelea 14, 15
Trichoneura 23, 71, 72
Trichoptera 46, 71, 72, 73, 74, 75
Trichopteron 47
Trichostomum 55
Triphaena 34
Triplectides 56

U
Ulmerodina 59
Undopterix 34

W
Walshiidae 41, 74
Wirthohelea 20
Wormaldia 59, 72

Y
Yponomeutidae 31, 42

Z
Zarzia 7, 15
Zeugloptera 27
Zygaenidae 44

Anschrift der Verfasserin:
Ute Spahr, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1.

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-8530 Neustadt a. d. Aisch

137
1

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 158	99 S., 11 Taf., 6 Abb., 7 Tab.	Stuttgart, 31.5.1990

Didelphidae, Erinaceidae, Metacodontidae und Dimylidae (Mammalia) aus dem Oberoligozän und Untermiozän Süddeutschlands

Late Oligocene and early Miocene Didelphidae, Erinaceidae, Metacodontidae and Dimylidae (Mammalia) from Southern Germany

NOV 20 1990
LIBRARIES

Von Reinhard Ziegler, Stuttgart

Mit 11 Tafeln, 6 Abb. und 7 Tabellen

Abstract

The Didelphidae, Erinaceidae, Metacodontidae and Dimylidae from the late Oligocene localities Eggingen-Mittelhart 1+2, Eggingen-Erdbeerhecke, Ehrenstein 4 und Hochheim-Flörsheim, as well as those from the early Miocene sites Weisenau, Budenheim, Haslach, Ulm-Westtangente, Ulm-Uniklinik, Stubersheim 3, Petersbuch 2 and Erkertshofen 2 are presented. The investigations are based on more than 100 toothed jaw fragments and more than 1800 isolated teeth.

Galerix aurelianensis n.sp. from Stubersheim 3, a structural ancestor of *Galerix stehlini*, represents the earliest Echinosoricine in the Miocene of Central Europe. The relationships between some german *Galerix* species are discussed. The recovered holotype of *Cordylodon haslachensis* and the new taxa *Chainodus eggingensis* n.g. n.sp. and *Chainodus ulmensis* n.g. n.sp. are described. Some problematic Dimylids are presented.

Zusammenfassung

Die Didelphidae, Erinaceidae, Metacodontidae und Dimylidae der oberoligozänen Lokalitäten Eggingen-Mittelhart 1+2, Eggingen-Erdbeerhecke, Ehrenstein 4 und Hochheim-Flörsheim, sowie der untermiozänen Fundstellen Weisenau, Budenheim, Haslach, Ulm-Westtangente, Ulm-Uniklinik, Stubersheim 3, Petersbuch 2 and Erkertshofen 2 werden vorgestellt. Die Untersuchungen basieren auf über 100 bezahnten Kieferresten und mehr als 1800 isolierten Zähnen.

Galerix aurelianensis n.sp. von Stubersheim 3, ein Vorfahre von *Galerix stehlini* von La Grive, repräsentiert den frühesten Echinosoricinen im Miozän Mitteleuropas. Die Beziehungen einiger *Galerix*-Arten Süddeutschlands werden diskutiert. Der wieder gefundene Holotypus von *Cordylodon haslachensis* und die neuen Taxa *Chainodus eggingensis* n.g. n.sp. und *Chainodus ulmensis* n.g. n.sp. werden beschrieben. Einige problematische Dimyliden werden vorgestellt.

Inhalt

Einleitung 2
Systematischer Teil 4
Didelphidae (GRAY 1821) 4
  Entwicklungslinie *Amphiperatherium exile* (GERVAIS 1848–52) — *Amphiperatherium frequens* (H. v. MEYER 1846) 4
Erinaceidae BONAPARTE 1838 10
  Echinosoricinae gen. et sp. indet. 10
  Galerix aurelianensis n.sp. 11
  Amphechinus arvernensis (BLAINVILLE 1839) und ?*Amphechinus robustus* (LAVOCAT 1951) 20
  Amphechinus edwardsi (FILHOL 1879) 22
  ?*Amphechinus* sp. 1 und sp. 2 27
Metacodontidae BUTLER 1948 28
  Plesiosorex cf. *soricinoides* (BLAINVILLE 1838) 28
  ?*Plesiosorex* n.sp. 31
Dimylidae SCHLOSSER 1887 33
  Dimylus paradoxus H. v. MEYER 1846 33
  Cordylodon haslachensis H. v. MEYER 1859 43
  Chainodus eggingensis n.g. n.sp. 49
  Chainodus ulmensis n.g. n.sp. 51
  Chainodus sulcatus (STEPHAN-HARTL 1972) 56
  Chainodus sp. 57
  Chainodus intercedens (MÜLLER 1967) 59
  Gattungen *Pseudocordylodon* HÜRZELER 1944 und *Dimyloides* HÜRZELER 1944 . . 63
  Dimylidae gen. et sp. indet. 72
Ergebnisse 72
Literatur 75

Einleitung

Die vorliegende Arbeit ist eine Fortsetzung der Bearbeitung süddeutscher Kleinsäuger-Faunen (excl. Rodentier) aus dem Oberoligozän bis Untermiozän. Im ersten Beitrag wurden die Heterosoricidae und Soricidae behandelt (ZIEGLER 1989), weitere über Talpidae und Chiroptera sollen folgen. Hier werden die Didelphidae, Erinaceidae, Metacodontidae und Dimylidae vorgestellt.

Die bearbeiteten und zum Vergleich herangezogenen Funde stammen aus folgenden Sammlungen:

BSP	Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie München
NHMB	Naturhistorisches Museum Basel
SMF	Senckenberg Museum Frankfurt
SMNS	Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart
Coll. BRACHER	Eigentum des SMNS
Coll. WANNEMACHER	am SMNS einsehbar

Methoden. – In der Wahl der Meßstrecken orientiere ich mich bei den Didelphidae an CROCHET (1980, Fig. 3), bei den Erinaceiden, gültig auch für Metacodontiden, an ZIEGLER (1983, Diagramme 5, 7, 9), bei den Dimyliden an MÜLLER (1967, Abb. 1–6). Bis auf wenige aus den oben zitierten Arbeiten ersichtliche Ausnahmen wurde die größte Länge und senkrecht dazu die größte Breite gemessen. Die Größenangaben erfolgen in Millimetern. In Abb. 2 wurden für *Galerix exilis* vom Steinberg aus Gründen der Übersichtlichkeit die Werte für die Längen- und Breitenvariationen kreuzförmig um den Mittelwert angeordnet. In den Tabellen sind die statistischen Parameter mit den üblichen Abkürzungen angegeben.

Die stratigraphische Einstufung der miozänen Fundstellen erfolgt gemäß der Gliederung von Mein (1975) beziehungsweise Fahlbusch (1976, 1981). Für die oligozänen Fundstellen orientiere ich mich an der auf dem Mainzer Paläogen-Symposium vorgestellten Gliederung (Schmidt-Kittler 1987, Tab. 2).

Fundstellen. – Bis auf wenige Ausnahmen stammen die Faunen von den gleichen Fundstellen wie in Ziegler (1989). Dort sind genaue Fundortangaben und weiterführende Literatur zu entnehmen. Zur schnellen Orientierung sei hier nur für jede Lokalität das stratigraphische Alter angegeben.

Erkertshofen 2:	Unteres Miozän, mittleres Orleanium	MN 4b
Petersbuch 2:	Unteres Miozän, mittleres Orleanium	MN 4a
Stubersheim 3:	Unteres Miozän, unteres Orleanium	MN 3b
Ulm-Uniklinik:	Unteres Miozän, mittleres/oberes Agenium (Heizmann et al. 1989)	MN 2
Ulm-Westtangente:	Unteres Miozän, mittleres Agenium	MN 2a
Oberer Eselsberg:	Unteres Miozän, mittleres/oberes Agenium	MN 2
Budenheim:	Unteres Miozän, mittleres Agenium	MN 2a
Weisenau:	Unteres Miozän, unteres Agenium (Storch 1988: 339, 341)	MN 1
Eggingen-Mittelhart 2:	Oligozän/Miozän-Übergang (Werner, in Vorbereitung)	MP 30/MN 1
Eggingen-Mittelhart 1:	Oberes Oligozän, Niveau von Coderet	MP 30
Eggingen-Erdbeerhecke:	Oberes Oligozän, Niveau von Coderet	MP 30
Ehrenstein 4:	Oberes Oligozän, Niveau von Coderet	MP 30
Hochheim-Flörsheim:	Oberes Oligozän, Niveau von Coderet (Storch 1988: 339)	MP 30

Die zum Vergleich herangezogenen Faunen stammen von folgenden Lokalitäten:

Wintershof-West:	Unteres Miozän, mittleres Orleanium	MN 3
Frankfurt-Nordbassin	Unteres Miozän, tieferes Orleanium (Stephan-Hartl 1972, Tab. 10; Tobien et al. 1987)	MN 3a
Tomerdingen:	Unteres Miozän, unteres Agenium (Mein 1975; Werner, in Vorbereitung)	MN 1
Haslach:	Unteres Miozän, mittleres/oberes Agenium (Mein 1975)	MN 2
Eggingen (= Eckingen):	Unteres Miozän, Übergang unteres/mittleres Agenium (Werner, in Vorbereitung)	MN 1/2
Weißenburg 6:	Unteres Miozän, unteres Agenium (Dienemann 1987: 131)	MN 1
Saulcet:	Unteres Miozän, unteres Agenium, oberes Aquitanien (Hürzeler 1944: 41; Mein 1975)	MN 1
Messen:	Unteres Miozän, unteres „Aquitan“ (Engesser 1976: 804)	MN 1
Boudry:	Unteres Miozän, unteres Aquitanien (Hürzeler 1944: 41; Mein 1975; Mojon et al.)	MN 1
Ronzon:	Unteres Oligozän (Schmidt-Kittler 1987, Tab. 2)	MP 21

Dank

Für die Anregung zu dieser Arbeit und die Bereitstellung der Funde danke ich meinem Kollegen Herrn Dr. E. Heizmann. Weiteres nicht publiziertes und Vergleichsmaterial verdanke ich wiederum folgenden Herren: Dr. B. Engesser (Basel), Profs. Drs. Fahlbusch und Heissig (beide München), Prof. Dr. N. Schmidt-Kittler (Mainz), Dr. G. Storch (Frankfurt). Ein Teil

der Funde von Stubersheim 3, Ulm-Westtangente und Eggingen-Mittelhart 1 stammt aus der Privatsammlung von Herrn R. Wannemacher (Tübingen).

Herr Dr. E. Heizmann und J. Werner gaben mir in vielen Diskussionen zu Detailproblemen wertvolle Hinweise. Herr M. Schötz (Lichtenhaag) sandte mir freundlicherweise das Manuskript seiner damals im Druck befindlichen *Plesiosorex*-Arbeit. Die REM-Aufnahmen fertigte Frau S. Fiechtner, die übrigen Herr H. Lumpe an. Den Holotypus von *Chainodus eggingensis* photographierte Herr F. Höck (München).

Allen sei an dieser Stelle herzlich gedankt.

Systematischer Teil

Familie Didelphidae GRAY 1821

Gattung *Amphiperatherium* FILHOL 1879

Entwicklungslinie *Amphiperatherium exile* (GERVAIS 1848–52) — *Amphiperatherium frequens* (H. v. MEYER 1846)

Taf. 1, Fig. 1–9; Abb. 1

Materialnachweis (Maß siehe Abb. 1)

Stubersheim 3: *A. frequens wintershofense* seu *erkertshofense*
BSP 1980 XXXII 150–175; 26 Einzelzähne.
SMNS 44662; 19 Einzelzähne.
Coll. BRACHER, SMNS 44663; 4 Einzelzähne.
Coll. WANNEMACHER, Stub. 2–8; 7 Einzelzähne.

Ulm-Westtangente: *Amphiperatherium frequens frequens*
SMNS 44516, 44517, 44653–44659, 44673, 44799–44801; 3 Oberkieferfragm. mit Zähnen, 9 Unterkieferfragm. mit Zähnen, 105 Einzelzähne.
Coll. WANNEMACHER, UW 1; Oberkieferfragm. dext. mit C–M^4.

Budenheim: *Amphiperatherium frequens frequens*
SMF 87/110–115; 5 Unterkieferfragm. m. Zähnen, 1 $M_{2,3}$ dext.

Eggingen-Mittelhart 2: *Amphiperatherium exile* seu *frequens*
SMNS 44661; 31 Einzelzähne.

Eggingen-Mittelhart 1: *Amphiperatherium exile*
BSP 1983 XXII 467–471; 16 Einzelzähne.
SMNS 44660; 31 Einzelzähne.
Coll. WANNEMACHER, Egg.-Mh. 1.2–6; 5 Einzelzähne.

Eggingen-Erdbeerhecke: *Amphiperatherium exile*
SMNS 44791; 2 M_{1-3}, 8 Zahnfragm.

Ehrenstein 4: *Amphiperatherium exile*
BSP 1971 XXV 178–244; 6 Unterkiefer- und 2 Oberkieferfragm. mit Zähnen, 61 Einzelzähne.

(Viele Zähne obiger Fundstellen sind fragmentär.)

Vergleichsmaterial

Haslach: *Amphiperatherium frequens frequens*
SMNS 3958 Unterkieferfragm. dext. mit C, P_1, M_2-M_4
(Beleg zu H. v. MEYER 1859: 173; SCHLOSSER 1887, Taf. 3, Fig. 20, 21; KOENIGSWALD 1970: 51).

Beschreibung

Die Didelphidae sind in den hier zu bearbeitenden Faunen durch Vertreter der Entwicklungslinie *Amphiperatherium exile* — *Amphiperatherium frequens* repräsentiert. In der Wahl der Meßstrecken orientiere ich mich an CROCHET (1980, Fig. 3), die Benennung der Kronenelemente erfolgt nach KOENIGSWALD (1970, Abb. 1–2). Beide Autoren liefern ausführliche Beschreibungen der in Frage kommenden Arten, so daß es hier genügt, die Veränderungen in der zeitlichen Abfolge der Fundstellen aufzuzeigen.

Für eine morphologische Analyse sind die Molaren, insbesondere die maxillaren, von Bedeutung. Da die wichtigen Merkmale auf der Labialseite der M sup. rasch der Abkauung anheim fallen, sind nur wenige der vorliegenden Zähne brauchbar. Die auswertbaren Anteile der Populationen sind so klein, daß augenscheinliche Unterschiede kaum statistisch gesichert werden können. Einige Trends lassen sich dennoch erkennen.

In den Maßen der Zähne sind keine wesentlichen Veränderungen festzustellen. Es fällt lediglich auf, daß die größten Exemplare oft in der Population von Stubersheim 3 zu finden sind. Auch in der Kronenhöhe der Prämolaren der verschiedenen Populationen vermag ich keine Unterschiede zu erkennen.

Der Grad der Reduktion des Postcingulids der ersten drei M inf. spiegelt einen Trend wider, der in Tabelle 1 zum Ausdruck kommt. Trotz der geringen Fundzahlen zeichnen sich hinsichtlich der Reduktion des Postcingulids deutlich vier Gruppen ab. Die oberoligozänen Populationen von Egg.-Mittelhart 1, Egg.-Erdbeerhecke und Ehrenstein 4 weisen sich durch das häufig starke und mittelstarke, selten fehlende Postcingulid als vergleichsweise primitiv aus. Andererseits fällt bei den untermiozänen Populationen von Ulm-Westt., Budenheim und Stubersheim 3 das häufige Fehlen dieses Merkmals auf. Die Funde von Egg.-Mittelhart 2 nehmen eine intermediäre Stellung ein und machen einen evoluierteren Eindruck als jene von Egg.-Mittelhart 1. Die Population von Stubersheim 3 spiegelt durch das Fehlen eines starken Postcingulids und das gänzliche Fehlen dieses Merkmals bei mehr als der Hälfte der Exemplare das relativ geringe stratigraphische Alter der Fauna dieser Fundstelle wider. Weitere Unterschiede, die CROCHET (1980: 135) zwischen der oberoligozänen und der miozänen Form findet, wie z. B. die abnehmende Stärke des Paraconids und der Übergang von einem länglichen, starken zu einem mehr schlanken Entoconid, vermag ich im vorliegenden Material nicht zu erkennen. Das Entoconid ist bei allen eher länglich als schlank und konisch.

Tab. 1. Ausbildung des Postcingulids der M_{1-3}.

Postcingulid	stark		mittel		fehlt	
	n	%	n	%	n	%
Stubersheim 3	–	–	6	43	8	57
Ulm-Westtangente	3	11	10	37	14	52
Haslach	–	–	2	100	–	–
Budenheim	1	14	3	43	3	43
Egg.-Mittelhart 2	1	8	8	67	3	25
Ehrenstein 4	4	44	4	44	1	11
Egg.-Mittelhart 1	12	75	4	25	–	–
Egg.-Erdbeerhecke	5	100	–	–	–	–

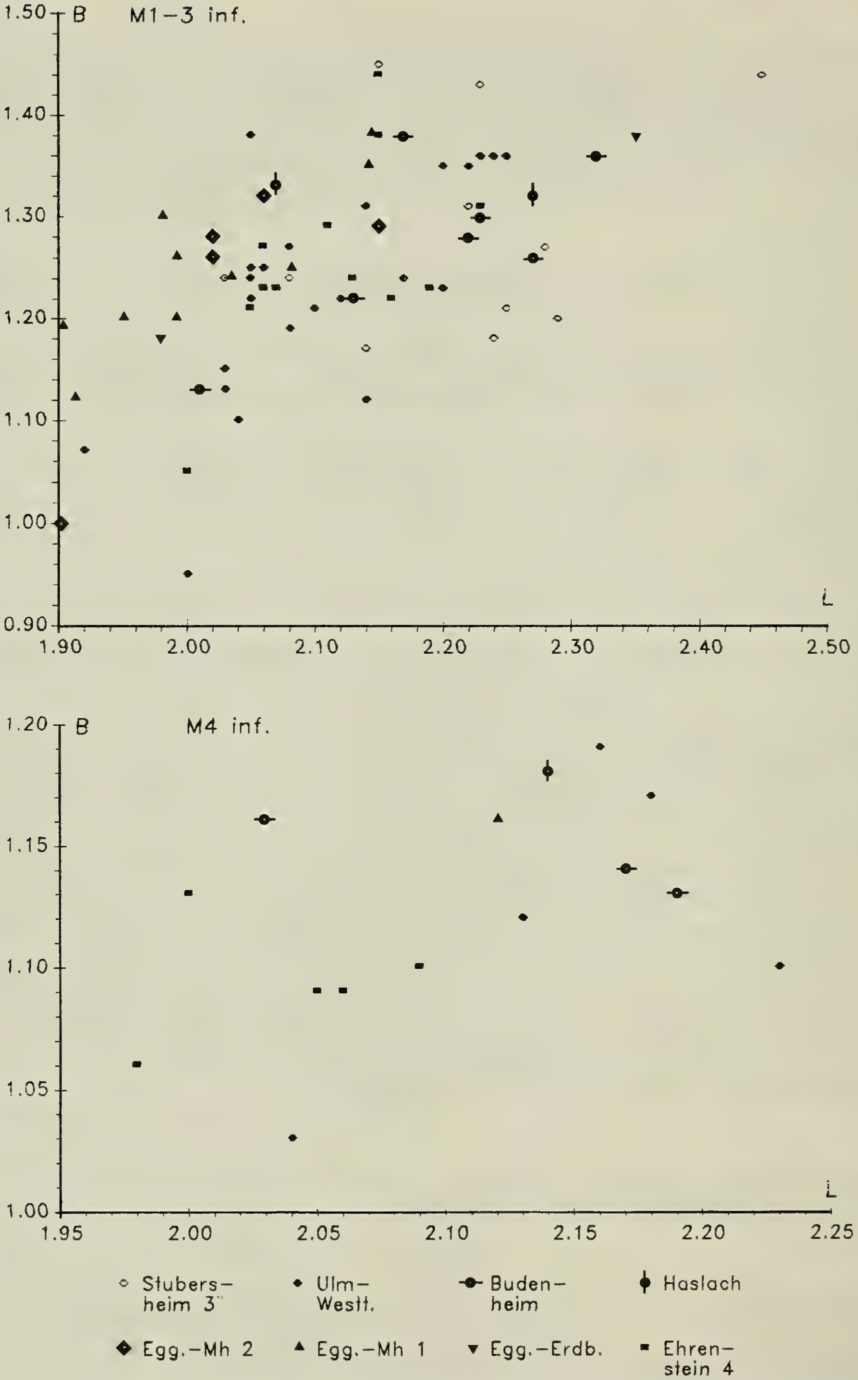


Abb. 1a. Längen-Breiten-Diagramm für die M_{1-3} und M_4 von *Amphiperatherium exile* und *Amphiperatherium frequens.*

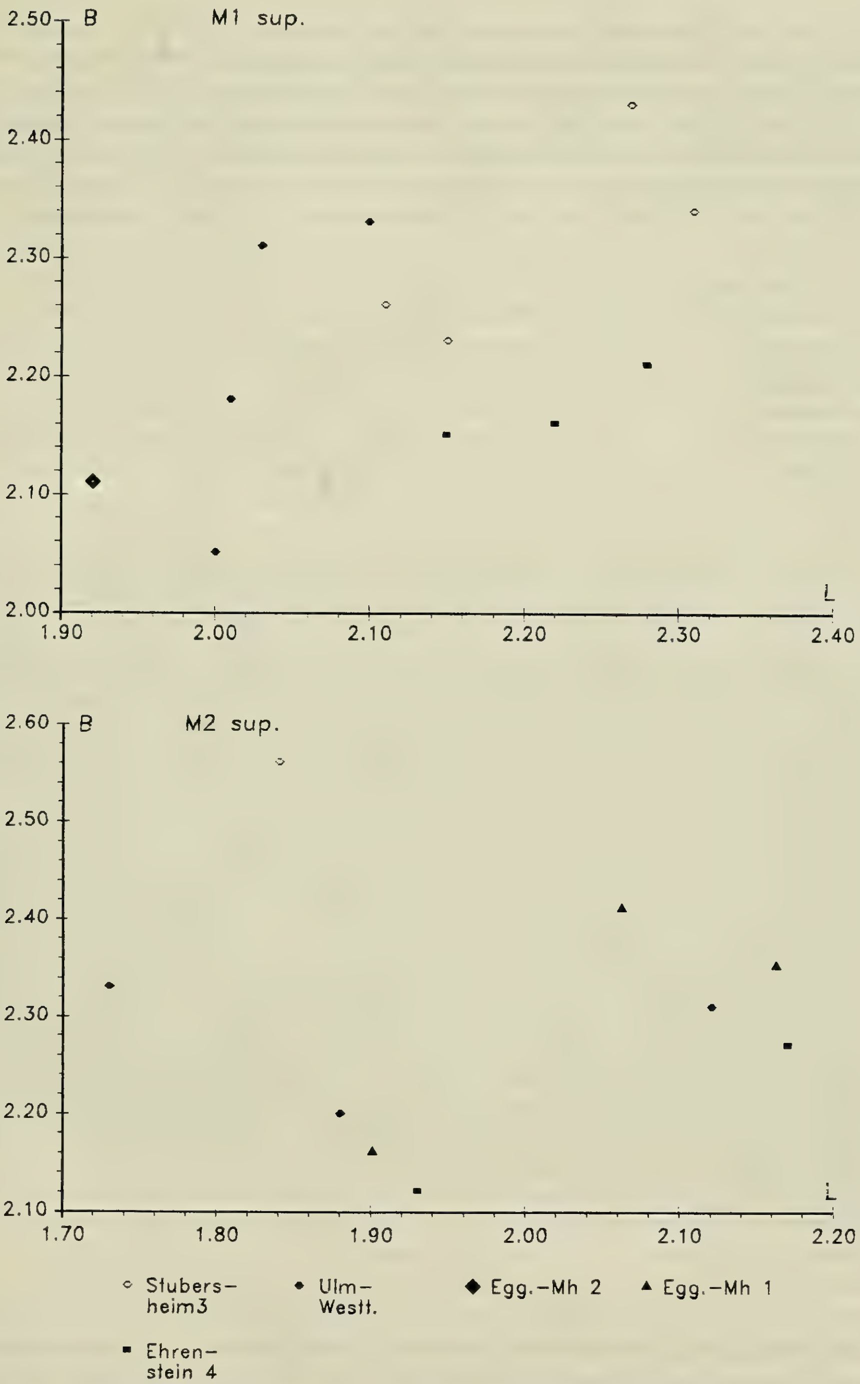


Abb. 1b. Längen-Breiten-Diagramm für die M^1 und M^2 von *Amphiperatherium exile* und *Amphiperatherium frequens.*

Auch in der Länge des Talonids der M_4, der nicht in allen Populationen belegt ist, bestehen keine Unterschiede. Allen fehlt das Postcingulid, das Hypoconulid liegt lingual, hinter dem Entoconid oder distolabial von diesem.

Die M sup. aller Fundstellen gleichen sich in Stärke und Prominenz des Parastyls. Es ist bei allen gleichermaßen von der Mesialseite der Krone abgesetzt. Ein verbindender Grat zwischen Parastyl und Paraconus ist nur an 4 von 9 M^{1+2} aus Ehrenstein 4 auszumachen. Die Reduktion des Antimetaconus ist in Tabelle 2 dargestellt.

Tab. 2. Reduktion des Antimetaconus der M^{1+2}.

Antimetaconus	zweispitzig	einspitzig
Stubersheim 3	–	9
Ulm-Westtangente	4	4
Egg.-Mittelhart 2	–	1
Ehrenstein 4	4	6
Egg.-Mittelhart 1	7	–

Bei den M^1 und M^2 der oberoligozänen Populationen von Egg.-Mittelhart 1 und Ehrenstein 4 ist häufiger ein zweispitziger Antimetaconus bzw. ein an den Antimetaconus angelehnter Anticonus ausgebildet. In Egg.-Mittelhart 1 ist sogar einmal ein isolierter Anticonus vorhanden. Diese Population erscheint auch in diesem Merkmal primitiver als jene von Ehrenstein 4. Das einzige beurteilbare Exemplar von Egg.-Mittelhart 2 hat einen einspitzigen Antimetaconus. Bei vier M^2 von Ulm-Westtangente ist einmal ein markanter, dreimal ein sehr schwacher, stets an den Antimetaconus angelehnter Anticonus ausgeprägt. Die vier beurteilbaren M^1 haben alle einen einspitzigen, breiten Antimetaconus. Auch in dieser Hinsicht ist die Population von Ulm-Westtangente evoluierter als jene von Egg.-Mittelhart 1 und Ehrenstein 4. Egg.-Mittelhart 2 ist wegen Materialmangel nicht einzuordnen. Die modernste Population wird durch neun M^{1+2} aus Stubersheim 3, die durchwegs einen einspitzigen Antimetaconus haben, repräsentiert.

Bei den wenigen M^3 sind kaum markante Unterschiede festzustellen. Die beiden beurteilbaren Exemplare aus Ehrenstein 4 haben einen relativ tiefen, asymmetrischen Ectoflexus, an einem ist ein deutlicher Anticonus vorhanden. Der stark abgekaute M^3 aus Egg.-Mittelhart 2 ist nicht beurteilbar. Die zwei beurteilbaren M^3 aus Ulm-Westtangente haben beide einen Anticonus, der einmal größer und einmal kleiner als der breitconische Antimetaconus ist. Der Ectoflexus ist asymmetrisch und etwas tiefer als bei den Exemplaren von Ehrenstein 4.

Bei den M^4 sind keine Unterschiede festzustellen.

Diskussion und Artbestimmung

Im Oberoligozän ist grundsätzlich mit zwei Didelphidenarten, *Amphiperatherium exile* (Gervais) und *Peratherium antiquum* (Blainville), zu rechnen. Obwohl beide Taxa verschiedenen Entwicklungslinien angehören, ist deren Unterscheidung an den Zähnen im Einzelfall problematisch. Crochet (1980) signalisiert für Ehrenstein 4 das Vorkommen von *Amphiperatherium exile* (l. c. Tab. 18) und von *Peratherium antiquum* (l. c. Tab. 29). Letzteres ist ganz offensichtlich ein Irrtum oder

Druckfehler. *P. antiquum* ist nach der Artdiagnose in CROCHET (1980: 189) unter anderem durch folgende Merkmale gekennzeichnet: Dominanz des Antiparaconus, Anticonus an den Antiparaconus und nicht an den Antimetaconus angelehnt. Die M inf. nehmen von oral nach aboral kontinuierlich an Länge zu. Das Hypoconulid des M_4 liegt in der Mediane am Distalende des Zahnes. Diese *antiquum*-Merkmale sind in den Funden von Ehrenstein 4 nicht ausgebildet. Sie repräsentieren eine homogene *exile*-Population.

Schwieriger ist die Frage überzeugend zu beantworten, ob die hier bearbeiteten oberoligozänen Populationen der Art *A. exile* angehören oder ob die Unterart *A. frequens gaimersheimense* gültig ist. Anläßlich der Bearbeitung oberoligozäner und miozäner Marsupialia von Europa schuf KOENIGSWALD (1970) in der Gattung *Peratherium* die Unterarten *P. frequens gaimersheimense*, *P. frequens wintershofense* und *P. frequens erkertshofense.* Bei CROCHET (1980) findet sich die Subspezies von Gaimersheim in der Synonymie von *Amphiperatherium exile*, jene von Wintershof-West und Erkertshofen (heute Erkertshofen 1) wurden eingezogen und mit der Art *A. frequens* synonymisiert. ZIEGLER & FAHLBUSCH (1986), die die Populationen der Spaltenfüllungen Petersbuch 2 und Erkertshofen 2 sowie die Funde der Molasselokalitäten Rauscheröd, Rembach und Forsthart, allesamt aus dem oberen Orleanium (MN 4), bearbeiteten, erkannten die Unterarten an. In der zeitlichen Abfolge der Fundstellen Wintershof-West – Petersbuch 2 – Erkertshofen 1 ist eine kontinuierliche Größenabnahme und vor allem eine Reduktion von Zahnelementen zu verzeichnen. Ich bin nach wie vor davon überzeugt, daß es sinnvoll ist, diesen Unterschieden durch eigenständigen subspezifischen Rang der entsprechenden Populationen Rechnung zu tragen. Die agenischen Formen gehören der Nominatsubspezies *A. frequens frequens* an, jene aus dem stratigraphischen Niveau von Wintershof-West (MN 3) zu *A. frequens wintershofense* und die jüngeren aus dem oberen Orleanium (MN 4) zu *A. frequens erkertshofense.* Zur sicheren Determination dieser Subspezies ist allerdings eine hinreichende Anzahl von Funden nötig.

Für die oberoligozänen Populationen folge ich dem Vorschlag CROCHETS, die Unterart *A. frequens gaimersheimense* mit *A. exile* zu synonymisieren. Die Auswertung der vorliegenden Funde macht dies verständlich. Trotz der relativ geringen Populationsstärken sind deutlich zwei Einheiten zu unterscheiden. Die oberoligozänen Populationen von Egg.-Mittelhart 1 und Ehrenstein 4, die zu *A. exile* gehören, zeichnen sich gegenüber den untermiozänen Populationen von Ulm-Westtangente und Stubersheim 3 durch geringere Reduktion von Zahnelementen aus. Die Formen von Ulm-Westtangente und Budenheim repräsentieren die Nominatsubspezies *A. frequens frequens.* Die beiden Exemplare von Haslach lassen sich dieser Subspezies zuordnen. Jene von Stubersheim 3 ist evoluierter. In der relativ häufigen Ausbildung eines Postcingulids an den M_{1-3} ist sie einerseits primitiver als die Funde aus dem oberen Orleanium (MN 4), bei denen dies stets fehlt. Hinsichtlich der Reduktion im Bereich des Antimetaconus der M^{1+2}, der hier immer einspitzig ist, ist die Stubersheimer Population aber moderner als die von Wintershof-West. Es kommen nur *A. frequens wintershofense* oder *A. frequens erkertshofense* in Frage. Aus Mangel an auswertbaren Funden sehe ich von der Determination der Unterart ab.

Die Form aus Egg.-Mittelhart 2 nimmt im Evolutionsniveau eine intermediäre Stellung zwischen den beiden anderen oberoligozänen Populationen und den untermiozänen ein. Sie kann nur als *A. exile* seu *frequens* bestimmt werden.

In Tabelle 3 ist die Abfolge der Taxa wiedergegeben.

Tab. 3. Die Entwicklungslinie *Amphiperatherium exile* — *Amphiperatherium frequens.*

Lokalität/Taxon	*A. exile*		*A. frequens frequens*	*A. f. wintershofense* seu *erkertshofense*
Stubersheim 3				■
Ulm-Westtangente			■	
Haslach			■	
Budenheim			■	
Egg.-Mittelhart 2		■		
Egg.-Mittelhart 1	■			
Egg.-Erdbeerhecke	■			
Ehrenstein 4	■			

Familie Erinaceidae Bonaparte 1838
Unterfamilie Echinosoricinae Cabrera 1925

Echinosoricinae gen. et sp. indet.

Taf. 2, Fig. 10; Abb. 2

Material und Maße (siehe auch Abb. 2)

Hochheim-Flörsheim: SMF

87/72	D_4 sin. 2,15×1,25
87/73	M_1 sin. 3,11×2,02×2,10
87/74	M_2-Trigonid dext. B_v 1,92
87/75	Unterkiefercorpus dext. mit durchbrechendem P_3 1,45×ca.0,70
75/1530	M^1-Fragm. dext. L_i 2,03 B_v 2,88
75/1529	M^2 sin. 1,86×1,74×2,34×2,10

(Belege zu Storch 1988: 339).

Vergleichsmaterial *Tetracus nanus (*Aymard 1846)

Ronzon: NHMB

RZN 471 Unterkiefer dext. mit P_3-M_1 (Abguß)
P_3 ca. 1,20×0,75 P_4 1,95×1,25 M_1 2,58×1,56×1,70

RZN 470 Unterkiefer sin. mit C, P_2-M_2 und dext. mit P_4-M_2 von einem Individuum; Abguß des Holotypus *Tetracus bouti* Lavocat 1951, nach Crochet 1974: 144 Synonym von *T. nanus.*
Maße: P_2 sin. 1,41×ca. 0,65
P_3 sin. 1,41×0,87

P_4	sin. 2,05×1,46	dext. 1,95×1,50
M_1	sin. 2,50×1,65×1,83	dext. 2,55×1,70×1,95
M_2	sin. 2,13×1,59×1,61	dext. 2,20×1,80× –
M_3	–	dext. – ×1,17× –

Beschreibung

Unterkiefer. – Nur ein Corpus mandibulae mit den drei einander überlagernden Incisivalveolen und den Alveolen der übrigen Zähne sowie dem durchbrechenden P_3 ist vorhanden. Das For. mentale liegt unter dem P_3. Der Caninus war schräg nach vorne eingepflanzt. Die Größenbeziehung zwischen P_2 und P_3 ist nicht zu ermitteln.

D_4. – Der Milchzahn ist insgesamt niederkronig. Das Parastyl, kaum als Spitze erkennbar, ist durch einen Grat mit der Hauptspitze verbunden. Das eng an die Hauptspitze anliegende, etwa dreiviertelhohe Metaconid überragt das Parastyl. Der Hinterrand ist distal-konvex gebogen. Cingula fehlen.

M inf. – Am M_1 stehen Proto- und Metaconid genau nebeneinander. Der Trigonidwinkel ist relativ klein. Das markante Labialcingulum endet unter dem Hypoconid. Die Distalseite des Entoconids ist beschädigt. Ob das Schlußcingulum dessen Lingualarm erreicht, ist deshalb nicht auszumachen. Vom M_2 ist nur das Trigonid mit dem starken Präcingulid erhalten. Das Paralophid ist rund. Ein als Spitze ausgebildetes Paraconid ist nicht vorhanden.

M sup. – Am M^1 ist der Metaconus abgebrochen. Der Protoconus ist durch zwei Kerben im Protoconus-Paraconus-Verbindungsgrat abgehoben. Der Metaconulus wirkt durch die Unterdrückung des lingualen und der beiden labialen Arme konisch. Der Hypoconus-Vorderarm ist etwa so stark wie der linguale Metaconulusarm, beide sind schwächer als der Protoconus-Hinterarm, mit dem sie zusammentreffen. Der M^2 ist stark abgekaut und oberflächlich angelöst, so daß über dessen Kronenmorphologie nichts gesagt werden kann.

Diskussion

Die einzigen Erinaceiden oberoligozänen Alters sind in Europa bislang *Amphechinus arvernenis* und *A. robustus.* Echinosoricinen sind mit *Tetracus* und *Neurogymnurus* in unter- bis mitteloligozänen Faunen spärlich nachgewiesen. Im ausgehenden Untermiozän und später dominieren die verschiedenen *Galerix*-Arten oft die Insectivorenfaunen.

Die Determination der spärlichen Igelfunde der oberoligozänen Fauna von Hochheim ist daher problematisch. Sie gehören mit Sicherheit zu einem Echinosoricinen. Von *Tetracus nanus* sind weder Maxillar- noch Milchzähne bekannt. Die vorliegenden Unterkieferzähne sind zum Teil größer als bei *Tetracus nanus* (siehe auch CROCHET 1974, Tab. 6). Sie bieten außer dem relativ kleinen Trigonidwinkel am M_1 keine Merkmale, die nicht gleichermaßen bei den stratigraphisch viel jüngeren *Galerix exilis, G. symeonidisi* und *G. aurelianensis* n. sp. ausgeprägt wären. Die Mandibularzähne liegen metrisch in der Variationsbreite von *Galerix exilis* vom Steinberg (vgl. ZIEGLER 1983, Tab. 42, 30, 33, 54), nur die Breitenwerte der beiden M inf. liegen etwas darüber. Das relativ große M^1-Bruchstück paßt morphometrisch zu *G. aureliansis.* Der M^2 ist auffallend klein und paßt metrisch eher zu *G. symeonidisi.* Ich bin mir nicht sicher, ob die vorliegenden Funde überhaupt Reste einer homogenen Population sind. Das vorhandene Material reicht aber weder aus, zwei Formen sicher zu unterscheiden, noch läßt sich damit der sichere Erstnachweis für das Genus *Galerix* im Oligozän bringen. STORCH (1988: 339) vermutet, daß die Funde eine neue Gattung repräsentieren. Damit ist durchaus zu rechnen. Mangels differentialdiagnostischer Merkmale verbietet sich aber die Benennung eines neuen Taxons. Mir scheint nur die Determination Echinosoricinae gen. et sp. indet. möglich.

Gattung *Galerix* POMEL 1848

Galerix aurelianensis n. sp.

Taf. 2, Fig. 1–9; Abb. 2

Holotypus: Corpus mandibulae sin. mit P_1-Alveole, P_2-Stumpf, P_3-M_2 und M_3-Alveolen; Bayerische Staatsslg. f. Paläontologie u. hist. Geol. München, 1974 XIV 161; Taf. 2, Fig. 1.

Maße des Holotypus

LM_1-M_3-Alveole 9,7 P_2 1,98×- P_3 1,76×1,04 P_4 2,45×1,60
M_1 3,30×1,90×2,15 M_2 2,67×1,73×1,86.

Locus typicus: Erkertshofen 2, Spaltenfüllung im Weißjura δ der Fränkischen Alb (HEISSIG 1978: 252).

Alter: Oberes Untermiozän, mittleres Orleanium, MN 4b.

Derivatio nominis: nach dem Alter (Orleanium); Civitas Aureliani = Name von Orléans in spätrömischer Zeit.

Geographische und stratigraphische Verbreitung: Bisher ist *Galerix aurelianensis* in den Spaltenfüllungen des Schwäbischen und Fränkischen Jura Stubersheim 3, Erkertshofen 2 und Petersbuch 2 sicher nachgewiesen. Die Fundstellen reichen stratigraphisch vom unteren bis zum mittleren Orleanium, MN 3 — MN 4b. Ein fragliches Vorkommen aus der Oberen Süßwasser-Molasse gibt es in Maßendorf, MN 5.

Material (Maße siehe Tab. 5 und Abb. 2)

Erkertshofen 1
BSP 1962 XIX 3966–3968; 3 M^1.

Erkertshofen 2
BSP 1974 XIV 161–192; Unterkieferfragm. sin. mit P_3-M_2, 30 Einzelzähne.

Petersbuch 2
BSP 1976 XXII 2396, 2424–29, 2431–43, 2446–48, 2450–55, 2495, 2498–2556, 2606–2616, 3668–3711; 31 Unterkieferfragm. mit Zähnen, Oberkieferfragm. mit P^4-M^1, 148 Einzelzähne.
SMNS 44744; Unterkieferfragm. mit P_4, Oberkieferfragm. mit M^1-M^2, 48 Einzelzähne.

Stubersheim 3
BSP 1980 XXXII 179–227; 75 überwiegend fragmentäre Einzelzähne.
SMNS 44746; 20 Einzelzähne, z. T. fragm.
Coll. BRACHER, SMNS 44745; 22 Einzelzähne, z. T. fragm.
Coll. WANNEMACHER, Stu 1/1–7; 7 Zahnfragmente.

Diagnose. – Große *Galerix*-Art; P_2 größer als P_3, P_4 mit zwei Drittel hoher Metaconidknospe, etwas niedrigerem Paraconid. P^3 mit einem Innenhügel. M^{1+2} überwiegend zwei Modi: Grate Protoconus-Hinterarm — Hypoconus-Vorderarm — lingualer Metaconulusarm gleichwertig, schwach, oder Grat Protoconus-Hinterarm — Metaconulus stark, Hypoconus-Vorderarm unterdrückt, Hypoconus isoliert.

Beschreibung des Holotypus

Das Corpus mandibulae ist von der P_1-Alveole bis zur Basis des Ramus ascendens erhalten. Das For. mentale liegt unter der Vorderwurzel des P_4.

Vom zweiwurzeligen P_2 ist die Krone abgebrochen. Er ist länger und schlanker als der P_3. Der P_3 hat weder mesial noch distal Basalhöckerchen, die Hinterwand ist gerade, schwaches Schlußcingulum vorhanden. Der P_4 hat eine starke, etwa zwei Drittel hohe Metaconidknospe, die das stumpfconische Paraconid überragt. Das nach lingual aufsteigende Schlußcingulum ist zum Teil abgeschliffen. Die beiden M inf. sind relativ niederkronig, das mäßig starke Labialcingulum ist auf das Trigonid beschränkt.

Beschreibung der übrigen Funde

Ausführliche Beschreibungen aller Zahnpositionen für *Galerix exilis* gibt es in ZIEGLER (1983). Sie sind für die meisten *Galerix*-Zähne von allgemeiner Gültigkeit, da sich die verschiedenen Spezies dieser Gattung nur dimensionell, in der Größenrelation einiger Zähne, der Form von P^3 und P_4 sowie bei quantitativer Betrachtung im Gratverlauf zwischen Protoconus, Hypoconus und Metaconulus der M^{1+2} unterscheiden. Es sollen hier die morphologische Variabilität und das spezifisch Kennzeichnende gezeigt und fragliche Stücke diskutiert werden.

Unterkiefer. – In der Population von Petersbuch 2 ist die Lage des For. mentale variabel. Bei den meisten (n=17) liegt es, wie beim Holotypus, unter der Vorderwurzel des P_4. Ansonsten variiert dessen Lage wie folgt: v P_3 (n=2), h P_3 (3), P_3/P_4 (3), m P_4 (1), h P_4 (1). Im Mittel liegt es also weiter aboral als bei *Galerix symeonidisi* und *G. exilis.*

Milchzähne. – Die ausschließlich isoliert vorliegenden D3 und D4 sind nicht quantitativ von jenen von *Galerix symeonidisi* zu trennen, der in den Faunen von Erkertshofen 1+2 zahlenmäßig wesentlich stärker und in Petersbuch 2 ebenfalls zahlreich vertreten ist (ZIEGLER & FAHLBUSCH 1986: 10 ff.). In der Fauna von Stubersheim 3 ist *G. aurelianensis* die einzige *Galerix*-Art, so daß die richtige Zuordnung der Milchzähne dort gewährleistet ist. In Petersbuch 2 kann aufgrund der metrischen Überlappung nur vermutet werden, daß die kleineren D3 und D4 zu *G. symeonidisi,* die größeren zu *G. aurelianensis* gehören.

P inf. – Der P_2 ist stets länger und schlanker als der P_3. Isoliert sind beide aufgrund morphometrischer Überlappung nicht sicher zu trennen. Bei manchen P_3 ist ein mesiales und distolinguales Basalhöckerchen ausgebildet.

Die auffällige Variabilität der P_4 zeigt sich in der Gestalt des Paraconids. Es ist stets etwas niedriger als die gut zwei Drittel hohe Metaconidknospe und kann spitz- bis stumpfconisch oder gratförmig ausgebildet sein. Bei letzterem Modus wirkt der P_4 etwas plumper. Isoliert ist er nur durch die deutlich größeren Maße vom P_4 von *G. symeonidisi* zu unterscheiden. Zwei Exemplare aus Petersbuch 2 fallen durch ihre besondere Größe auf. Bei BSP 1976 XXII 2451 ist das Metaconid weitgehend auf eine distolinguale Anschwellung der Rückwand der Hauptspitze reduziert, das Paraconid ist stumpfconisch. Hinsichtlich der Reduktion des Metaconids nähert sich dieser P_4 dem Habitus bei *G. stehlini.* SMNS 44744 B3 stellt lediglich ein metrisches Extrem dar. Durch das gratförmige Paraconid wirkt dieser Zahn besonders plump. Beide gehören trotz morphometrischer Abweichungen zur *aurelianensis*-Population von Petersbuch 2. Nicht so sicher ist die Zugehörigkeit des relativ kleinen P_4 (BSP 1974 XIV 173) zur *aurelianensis*-Population von Erkertshofen 2. Er ist deutlich kleiner als die drei anderen Exemplare, aber auch deutlich größer als die P_4 von *G. symeonidisi.* Er wird mit Vorbehalt hier belassen.

M inf. – Bei den M inf. äußert sich die Variabilität in der Stärke und Reichweite der Cingula. Bei den M_1 ist das Schlußcingulum stets stark und mündet in den Entoconid-Hinterarm, bei den M_2 ist die Länge variabel, bei den M_3 fehlt es. Das mäßig starke Labialcingulum ist unter dem Protoconid meist unterbrochen und reicht bis zum Hypoconid. Bei den M_3 ist es meist auf das Trigonid beschränkt. In der Stubersheimer Fauna liegt ein aberranter M_3 vor (1980 XXXII 203). Dieses Stück, dessen Talonid nur eine median liegende Spitze hat, gehört auch in den Maßen zu den kleineren Zähnen.

P sup. – Der für die Determination und die phylogenetische Einordnung wichtige P^3 hat nur einen Innenhügel. Er gleicht darin also *G. exilis* und *G. stehlini.*

Beim P^4 zeigt sich die Variabilität in der Stärke und Prominenz des Parastyls und der dadurch beeinflußten Konkavität des Vorderrandes.

M sup. – Bei den M^{1+2} unterliegt die Stärke des Protoconulus und der Gratverlauf zwischen Protoconus—Metaconulus—Hypoconus gewissen Schwankungen. Der Protoconulus kann durch eine linguale und labiale Kerbe im Verbindungsgrat

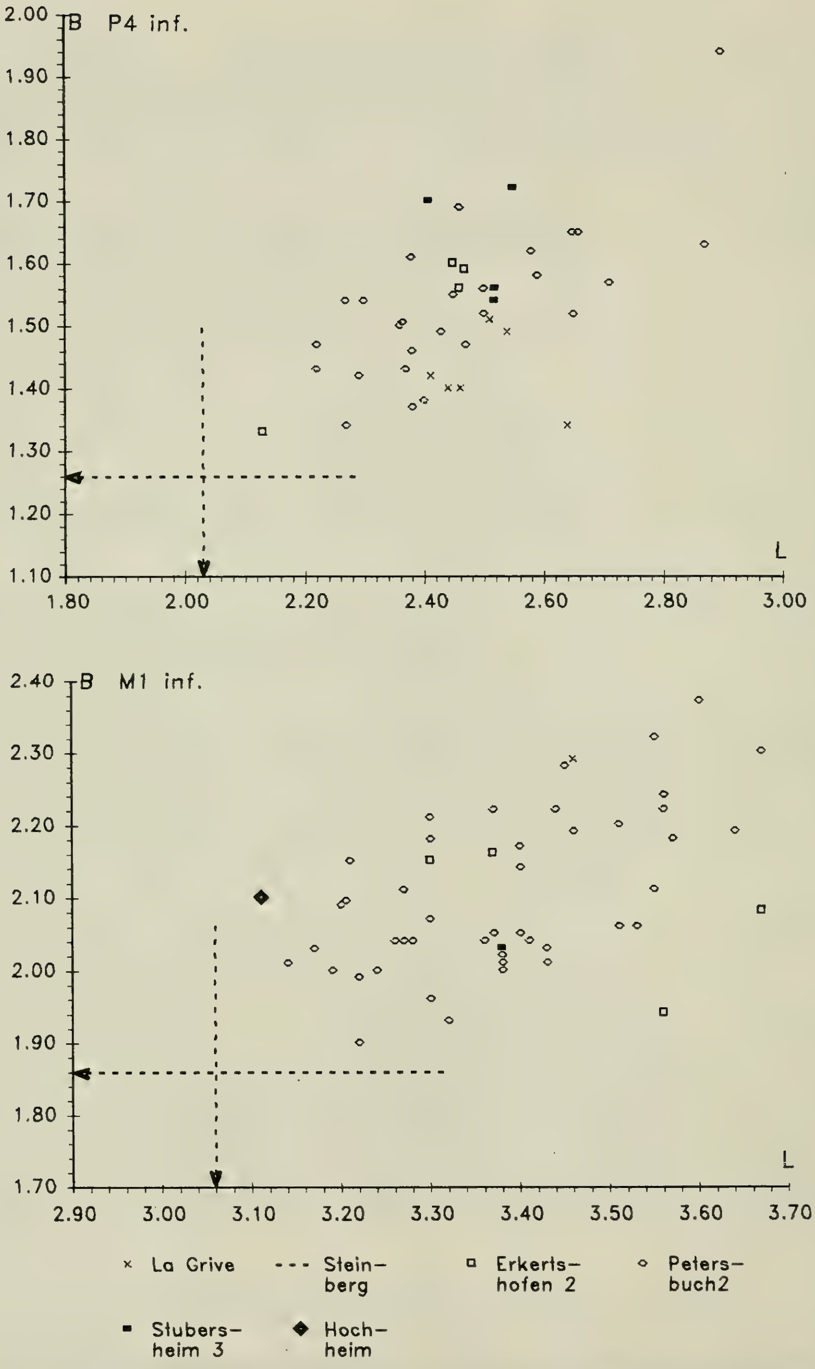


Abb. 2a. Längen-Breiten-Diagramme für die P_4 und M_1 von *Galerix aurelianensis* und ähnliche Formen.
(Werte für *Galerix exilis* aus Ziegler 1983, Tab. 30, 39.)

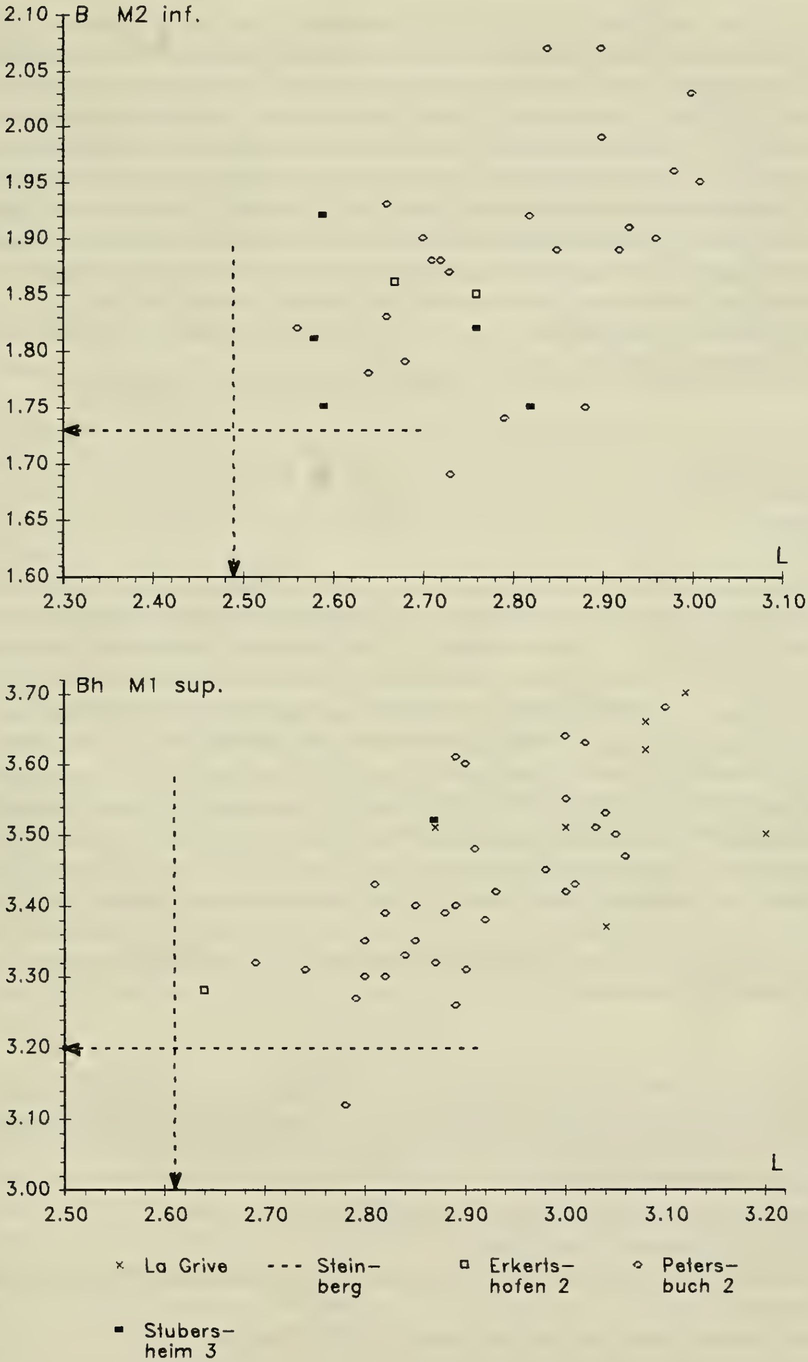


Abb. 2b. Längen-Breiten-Diagramme für die M_2 und M^1 von *Galerix aurelianensis* und ähnliche Formen.
(Werte für *Galerix stehlini* von La Grive aus Engesser 1972, Diagramm 1; für *Galerix exilis* vom Steinberg aus Ziegler 1983, Tab. 3, 33.)

zwischen Proto- und Paraconid deutlich akzentuiert sein. Es gibt aber alle Übergänge bis zum gänzlichen Fehlen. Bei stärker usierten Zähnen ist dieses Merkmal nicht zu beurteilen. Der Gratverlauf zwischen den beiden lingualen und dem zentralen Hügel ist bei quantitativer Betrachtung für die Artbestimmung relevant. Grundsätzlich ist jeder Gratverlauf bei jeder Art möglich, was bei hinreichend großen Populationen zu erkennen ist. Für die *exilis*-Populationen vom Steinberg und Goldberg gibt es entsprechende morphologische Analysen für die M^{1+2} (Ziegler 1983, Tab. 1, 2, 4, 5). Für die M^{1+2} der vorliegenden Populationen sind die quantitativen Anteile der einzelnen Varianten tabellarisch dargestellt. Dabei bedeuten:

A Grate zwischen Protoconus—Metaconulus—Hypoconus ungefähr gleichwertig.
B Grat Protoconus—Metaconulus stark, Grat Hypoconus—Metaconulus schwach bis fehlend, Hypoconus isoliert.
C Grat Protoconus—Hypoconus stark, lingualer Metaconulus-Arm unterdrückt.

	M^1			M^2		
	A	B	C	A	B	C
Erkertshofen 2	1	–	2	–	5	2
Petersbuch 2	23	11	2	9	13	1
Stubersheim 3	1	5	1	–	4	–

Für die wenigen Funde von Erkertshofen 1 (M^1), Erkertshofen 2 (M^2) und Stubersheim 3 kann lediglich gesagt werden, daß keine anderen Modi vorkommen als in Petersbuch 2. Bei den M^1 von Stubersheim 3 fällt noch auf, daß der in Petersbuch 2 seltener ausgeprägte Modus B hier dominiert, d. h., daß häufiger ein isolierter Hypoconus vorkommt. Das Fehlen des lingualen Metaconulus-Armes stellt eher die Ausnahme dar. Hinzuzufügen ist, daß die beiden labialen Metaconulus-Arme stets kurz sind. Der eine oder andere kann unterdrückt sein. In der Population von Petersbuch 2 ist bei zwei M^1 (1976 XXII 2517, 2522) der Metaconulus transversal ausgedehnt und sein labialer Hinterarm eliminiert. Der Metaconulus ist praktisch nur eine labiale Fortsetzung des Protoconus-Hinterarmes. Bei 1976 XXII 2506 wirkt der Metaconulus durch den fehlenden Lingualarm und die sehr kurzen labialen Arme kegelförmig.

Bei den M^3 ist die Länge des Mesialcingulums und die Ausgliederung des Protoconulus geringfügig variabel.

Differentialdiagnosen

Im europäischen Miozän ist *Galerix* durch die Arten *G. symeonidisi* Doukas, *G. exilis (*Blainville), *G. socialis (*v. Meyer) und *G. stehlini (*Gaillard) vertreten.

G. aurelianensis unterscheidet sich von *G. symeonidisi* durch:

- deutlich größere Dimensionen;
- das meist weiter aboral liegende For. mentale;
- den P^3 mit nur einem Innenhügel;
- den überwiegend vorhandenen Grat zwischen Protoconus und Metaconulus an den M^{1+2}.

G. aurelianensis unterscheidet sich von *G. exilis* durch:

- die überwiegend größeren Dimensionen;
- das weiter aboral liegende For. mentale;
- den überwiegend vorhandenen Protoconus-Metaconulus-Grat an den M^{1+2}.

G. aurelianensis unterscheidet sich von *G. socialis* durch:

- deutlich größere Dimensionen;

- den im Vergleich zum P_3 größeren P_2;
- den P^3 mit nur einem Innenhügel;
- den meist vorhandenen Protoconus-Metaconulus-Grat und den viel kürzeren labialen Metaconulus-Hinterarm der M^{1+2}.

G. aurelianensis unterscheidet sich von *G. stehlini* durch:

- das weiter aboral liegende For. mentale;
- das höher liegende Paraconid und die markante Metaconidknospe des P_4.

Aus dem unteren Pliozän verschiedener Lokalitäten Südfrankreichs stellte CROCHET (1986: 148 ff., Taf. 1, Fig. 1–5) mit *Galerix depereti* die bislang jüngste und größte *Galerix*-Art Europas vor. Diese Form steht *G. socialis* nahe. Außer in den größeren Dimensionen unterscheidet sie sich durch die beiden Innenhügel des P^3, den langen, starken Metaconulus-Hinterarm der M^{1+2} und das ausgeprägte Paralophid des P_4 von *G. aurelianensis.*

Einen außereuropäischen kleinen Vertreter der Gattung *Galerix* gibt es in *G. rutlandae,* den MUNTHE & WEST (1980: 3 ff., Fig. 1) anhand der spärlichen Insectivorenfauna aus der Chinji-Formation der Daud Khel Local Fauna in Pakistan beschrieben. Diese auf insgesamt nur sieben Zähnen beruhende Art steht *Galerix exilis* nahe.

G. aurelianensis unterscheidet sich von *G. rutlandae* durch:

- erheblich größere Dimensionen;
- das tiefere Paraconid und das kürzere Talonid des P_4;
- den weniger breiten Lingualteil des P^3;
- den an frischen M^{1+2} meist +/- deutlichen Protoconulus;
- den stets kürzeren Metaconulus-Hinterarm des M^2.

Aus den miozänen Faunen von Songhor und von Hiwegi in Ostafrika beschrieb BUTLER (1956: 62 f., Abb. 18, Taf. 4, Fig. 37, 38; 1984: 140 f., Abb. 9, Tab. 4) mit *Galerix africanus* eine sehr große Art dieser Gattung. Sie ist schon aufgrund der größeren Maße der Zähne nicht mit *G. aurelianensis* zu verwechseln. Soweit die Abbildungen in BUTLER l. c. diese Beurteilung zulassen, ist der linguale Talon des P^3 bei *G. africanus* breiter, hat aber auch nur einen Innenhügel. Alle anderen Merkmale, denen BUTLER zum Teil differentialdiagnostischen Wert zuspricht, sind bei hinreichend großen Populationen an den Zähnen anderer *Galerix*-Arten ebenfalls zu beobachten.

Diskussion

Mit *Galerix aurelianensis* von Stubersheim 3 liegt die bislang älteste *Galerix*-Art in Europa vor. Die dort mäßig erhaltenen Funde zeigen alle diagnostisch wichtigen Merkmale, so daß sich diese Art auch anhand der Population von Stubersheim 3 begründen ließe. Die Wahl eines Holotypus ist bei *Galerix*-Spezies immer etwas problematisch, da dieser nie alle wichtigen Merkmale zeigen kann, es sei denn, man hat sowohl Ober- wie auch Unterkiefer eines Individuums. Anhand der M^{1+2} ist *Galerix socialis* aufgrund des langen Metaconulus-Hinterarmes sicher bestimmbar. Der Gratverlauf zwischen Protoconus, Hypoconus und Metaconulus ist nur bei quantitativer Betrachtung charakteristisch. Ein Modus, der für eine Art kennzeichnend ist, kommt bei jeder anderen untergeordnet auch vor, wenn man hinreichend große Populationen hat. Anhand der P^3 lassen sich in europäischen Faunen zwei Gruppen unterscheiden. P^3 mit einem Innenhügel kennzeichnen *Galerix aurelianensis, G. exilis,* und *G. stehlini,* jene mit zwei Innenhügeln *Galerix symeonidisi, G. socialis* und *G. depereti.* Diese beiden Gruppen repräsentieren mit Sicherheit nicht zwei Entwicklungslinien. Mit der Größenrelation zwischen P_2 und P_3 sind ebenfalls zwei Gruppen unterscheidbar:

$P_2 < P_3$: *Galerix socialis, G. depereti.*
$P_2 > P_3$: *G. aurelianensis, G. symeonidisi, G. exilis* und *G. stehlini.*

Es wurde das Unterkieferbruchstück aus Erkertshofen 2 als Typusexemplar gewählt, da es das am besten erhaltene Stück ist. Kennt man nur dieses Exemplar, so wäre die Bestimmung *Galerix* aff. *exilis* berechtigt, da es außer den größeren Maßen und in der Lage des For. mentale keine Unterschiede zu *Galerix exilis* vom Steinberg und Goldberg gibt. Das stratigraphische Niveau der Fundstellen mit *G. aurelianensis* würde es auch plausibel erscheinen lassen, diesen als unmittelbaren Vorläufer von *G. exilis* zu interpretieren. Diese Deutung ist aber auf keinen Fall möglich, da als Ahnform von *G. exilis G. symeonidisi* nachgewiesen ist. Zu dieser Vorstellung kamen ZIEGLER & FAHLBUSCH (1986: 13) aufgrund der umfangreichen *symeonidisi*-Populationen von Petersbuch 2, Erkertshofen 1+2 und mehrerer Faunen aus der basalen Unteren Süßwasser-Molasse Niederbayerns. Die Entwicklung von *G. symeonidisi* zu *G. exilis* besteht in der Reduktion des hinteren Innenhügels des P^3 und in einer Größenzunahme. Die Faunen von Rembach (MN 4b) mit *G.* aff. *symeonidisi* und von Puttenhausen (MN 5/6, siehe WU 1982) mit *G.* aff. *exilis* sind Übergangspopulationen zwischen beiden Arten. Die Vorstellung, daß sich *G. exilis* an der Wende Orleanium/Astaracium aus *G. symeonidisi* entwickelte, konnte SCHÖTZ (1988) bestätigen, der die Erinaceiden von Niederaichbach und Maßendorf untersuchte. Er fand in *G.* aff. *symeonidisi* von Niederaichbach (MN 5) ebenfalls eine Übergangsform.

In den Spaltenfüllungen des Fränkischen Jura koexistieren *G. aurelianensis* und *G. symeonidisi.* Die quantitativen Anteile der beiden Taxa ergeben sich aus Tabelle 4.

In der Fauna von Stubersheim 3 ist *G. aurelianensis* der alleinige Vertreter der Echinosoricinae. In der zeitlichen Abfolge der Fundstellen besteht das Schicksal dieser Art in einer sukzessiven Verdrängung durch den kleineren *G.symeonidisi.* In der älteren Fauna von Wintershof-West gibt es noch keine Erinaceiden (DEHM 1937: 354 ff.). Die in ZIEGLER (1989: 57) postulierte stratigraphisch vermittelnde Stellung der Fauna von Stubersheim 3 zwischen den Niveaus von Wintershof-West (MN 3) und Petersbuch 2 (MN 4a) läßt sich mittels der Erinaceidenfaunen verifizieren. Die Stubersheimer Fauna ist gegenüber Wintershof-West um die zugewanderte Art *G. aurelianensis* bereichert. Es fehlt aber noch *G. symeonidisi*; diese Art ist erstmals in Petersbuch 2 nachweisbar.

Galerix erscheint in Mitteleuropa in zwei Immigrationswellen, die durch Vertreter verschiedener Entwicklungslinien repräsentiert sind. *Galerix aurelianensis* scheint sehr kurzlebig gewesen zu sein. Die Art wird rasch durch *G. symeonidisi* verdrängt,

Tab. 4. Quantitative Zusammensetzung der Gattung *Galerix**).

Fundstelle	*G. aurelianensis*		*G. symeonidisi*	
	n	%	n	%
Erkertshofen 1	3	3,0	98	97,0
Erkertshofen 2	15	19,2	63	80,8
Petersbuch 2	131	60,4	86	39,6
Stubersheim 3	36	100,0	–	–

*) Die Abweichungen von den Fundzahlen im Materialnachweis hier und bei ZIEGLER & FAHLBUSCH (1986:10) ergeben sich daraus, daß hier nur die maxillaren und mandibularen M1 und 2 gezählt wurden.

woraus wiederum durch Artumwandlung *G. exilis* entsteht. *G. aurelianensis* ist strukturell als Ahne von *G. stehlini* denkbar. Beide Formen sind von ähnlicher Größe. Der schwache Hypoconus-Vorderarm und die Dominanz des Grates zwischen Protoconus und Metaconulus an den M^{1+2}, die für *G. stehlini* kennzeichnend sind (ENGESSER 1972, Abb. 3e), ist auch in den vorliegenden Funden (Modus B) mit unterschiedlicher Häufigkeit ausgeprägt. Ein wesentlicher Unterschied zwischen beiden besteht im caniniformen Habitus des P$_4$ der jüngeren in La Grive nachgewiesenen Art. Der besonders große P$_4$ (BSP 1976 XXII 2451) mit dem reduzierten Metaconid aus der Population von Petersbuch 2 ließe sich als modernes Faunenelement interpretieren. Die Deszendenz der Art *G. stehlini* von *G. aurelianensis* ist sehr naheliegend, läßt sich aber nicht durch zeitlich dazwischen liegende Formen belegen. Aus der süddeutschen Molasse kenne ich nur *G. symeonidisi*, *G. exilis* und *G. socialis*. Aus Maßendorf signalisiert SCHÖTZ (1988: 83, Abb. 17/3) zwei Lingualbruchstücke von M$^{1/2}$, die nach Größe und Gratverlauf gut zu *G. aurelianensis* passen. Für eine definitive Artbestimmung reichen diese Stücke aber nicht aus. Sie berechtigen aber zu der Vermutung, daß Vertreter der *aurelianensis-stehlini*-Entwicklungslinie auch in der Oberen Süßwasser-Molasse zu erwarten sind. *Galerix socialis* ist in allen entscheidenden Merkmalen ($P_2 < P_3$, P^3 zwei Innenhügel, klein) primitiv und käme daher theoretisch als Ausgangsform für alle anderen Arten in Betracht. Dagegen spricht, daß *G. socialis* trotz der primitiveren Merkmale ausschließlich in stratigraphisch jüngeren Faunen wie Großlappen bei München (STROMER 1940, dort *G. exilis*), La Grive und Anwil zu finden ist. Möglicherweise ist er als persistierende Primitivform erst spät aus seinem Ursprungsgebiet zugewandert.

Tab. 5. *Galerix aurelianensis* n.sp., statistische Werte der Zähne.

Lokalität		n	R	m	s	V
Erkertshofen 1	LP$_4$	4	2,13–2,47	3,38		
	BP$_4$	5	1,33–1,60	1,51		
Petersbuch 2	LP$_4$	25	2,22–2,71	2,43±0,059	0,1423	5,85
	BP$_4$	28	1,34–1,69	1,50±0,036	0,0918	6,10
Stubersheim 3	LP$_4$	4	2,41–2,55	2,50		
	BP$_4$	5	1,45–1,72	1,59		
Erkertshofen 2	LM$_1$	4	3,30–3,67	3,48		
	BM$_1$	5	1,94–2,16	2,09		
Peterbuch 2	LM$_1$	44	3,14–3,67	3,38±0,042	0,1379	4,08
	BM$_1$	46	1,90–2,37	2,10±0,032	0,1075	5,12
Stubersheim 3	LM$_1$	1		3,38		
	BM$_1$	2	1,94–2,03	1,99		
Erkertshofen 2	LM$_2$	2	2,67–2,76	2,72		
	BM$_2$	3	1,85–1,86	1,86		
Petersbuch 2	LM$_2$	23	2,56–3.01	2,80±0,056	0,1304	4,65
	BM$_2$	23	1,69–2,03	1,89±0,043	0,1000	5,29
Stubersheim 3	LM$_2$	5	2,58–2,82	2,67		
	BM$_2$	12	1,75–2,07	1,86±0,063	0,0998	5,37
Erkertshofen 2	BM$_3$	1		1,52		
Petersbuch 2	LM$_3$	15	2,01–2,25	2,13±0,039	0,0706	3,31
	BM$_3$	15	1,30–1,45	1,39±0,028	0,0510	3,66
Stubersheim 3	LM$_3$	8	1,95–2,29	2,12±0,119	0,1461	6,89
	BM$_3$	8	1,21–1,45	1,33±0,069	0,0858	6,39

Lokalität		n	R	m	s	V
Petersbuch 2	LP^3	2	2,16–2,30	2,23		
	BP^3	2	1,36–1,65	1,51		
Stubersheim 3	LP^3	4	2,23–2,40	2,30		
	BP^3	3	1,68–1,88	1,80		
Erkertshofen 2	LP^4	2	2,52–2,83	2,68		
	BP^4	2	2,27–2,36	2,32		
Petersbuch 2	LP^4	14	2,63–3,06	2,84±0,088	0,1584	5,58
	BP^4	15	2,36–2,97	2,58±0,082	0,1489	5,77
Stubersheim 3	LP^4	1		3,04		
	BP^4	1		2,78		
Petersbuch 2	LM^1	34	2,69–3,10	2,91±0,035	0,1021	3,51
	BvM^1	36	2,87–3,47	3,14±0,042	0,1228	3,92
	BhM^1	35	3,12–3,68	3,41±0,044	0,1293	3,79
Stubersheim 3	LM^1	1		2,87		
	BvM^1	1		3,36		
	BhM^1	1		3,52		
Erkertshofen 2	LM^2	5	3.37–2,50	2,41		
	BvM^2	5	2,83–3,02	2,90		
	BhM^2	5	2,50–2,65	2,57		
Petersbuch 2	LM^2	22	2,10–2,59	2,41±0,048	0,1089	4,51
	BvM^2	23	2,81–3,29	3,03±0,049	0,1128	3,73
	BhM^2	23	2,46–2,91	2,68±0,063	0,1466	5,47
Stubersheim 3	LM^2	3	2,27–2,39	2,33		
	BvM^2	3	2,70–2,98	2,81		
	BhM^2	3	2,46–2,51	2,49		
Erkertshofen 2	LM^3	1		1,58		
	BM^3	1		2,14		
Petersbuch 2	LM^3	6	1,42–1,53	1,47		
	BM^3	6	2,00–2,25	2,10		
Stubersheim 3	LM^3	10	1,29–1,54	1,40±0,063	0,0883	6,30
	BM^3	7	1,82–2,12	1,98±0,104	0,1120	5,65

Unterfamilie Erinaceinae Gill 1872

Gattung *Amphechinus* Aymard 1850

Amphechinus arvernenis (Blainville 1839) [und ?*Amphechinus robustus* (Lavocat 1951)]

Taf. 3, Fig. 1–8; Abb. 3

Material und Maße (siehe auch Abb. 3)

Eggingen-Mittelhart 1: BSP 1983 XXII

531 P^4-Fragm. dext. L lingual 2,39 (?*A. robustus*)
530 M^2 sin. (L lab. × L li. × Bv) 2,65×2,09×3,37
535 C inf. sin. 2,43×1,26
532 M$_2$-Talonid dext. B 2,31 (?*A. robustus*)
520 M$_3$ dext. 1,38×1,12

Eggingen-Mittelhart 1: SMNS 44747

A4 C inf. sin. 2,33×1,15
A5 C inf. dext. ca. 2,3×1,0 (Schmelz beschädigt)
B5 I$_3$ sin. 1,45×0,81
B6 I$_3$ sin. 1,75×0,88
A1 P$_4$ dext. 2,75×1,65

B1 M_2 sin. (L×Bv×Bh) 3,53×2,45×2,25 (?*A. robustus*)
C1 M_3 sin. 1,37×1,06
C2 M_3 sin. 1,72×1,32 (?*A. robustus*)
C3 M_3 sin. 1,63×1,11 (?*A. robustus*)
D1 M_3 dext. 1,55×1,15 (?*A. robustus*)
E1 D^3 dext. 2,25×1,45
F1 D^3 sin. Maße entfallen
G1 M^3 dext. 1,02×2,04
H1 M^3 sin. 0,94×2,02
H2 M^3 sin. 1,02×2,02
H3 M^3 sin. 1,00×2,24

Beschreibung

Die Funde liegen ausnahmslos in Gestalt isolierter, zum Teil fragmentärer Einzelzähne vor.

I_3 und C inf. – Zwischen dem großen, caniniformen I_2 und dem P_4 liegen bei *Amphechinus* drei einwurzelige Zähne, der I_3, der C inf. und der P_3. Die beiden ersten sind stark nach vorne geneigt und überlagern einander, der P_3 ist etwas steiler eingepflanzt. Die hier als I_3 und C inf. interpretierten Zähne haben eine stark nach hinten weisende Wurzel. Der deutlich kleinere I_3 muß mit etwa drei Vierteln seiner Krone den I_2 überlagert haben. Er hat eine median verlaufende Kante. Der deutlich größere C inf. wirkt etwas gedrungener als sein Vorgänger. Beim frischen Exemplar (BSP 1983 XXII 535) ist ebenfalls eine mediane Kante erkennbar, bei den beiden angekauten (SMNS 44747 A4, A5) nicht mehr. Cingula sind nicht ausgebildet.

P_4. – Beim einzigen Exemplar erreicht das hohe, conische Paraconid nicht ganz die Hauptspitze. Es überragt die eng der Hauptspitze anliegende, etwa halbhohe Metaconidknospe. Das kleine Talonid wird durch das Schlußcingulum begrenzt. Ein Labialcingulum ist nicht ausgebildet.

M_2. – Der sehr große M_2 hat ein kontinuierliches, massives Labialcingulum und ein zartes Schlußcingulum, das in das Posterolophid einmündet. Für *A. arvernensis* sind das vollständige Exemplare (SMNS 4474731) und das Talonidbruchstück (BSP 1983 XXII 532) sehr groß. Sie sind aber auch deutlich kleiner und vor allem schlanker als bei *A. robustus*. Vergleichsmaße für die Zähne beider Taxa geben Brunet et al. (1981: 327) an.

M_3. – Beim einwurzeligen, letzten mandibularen Molaren ist das Talonid gänzlich reduziert. Proto- und Metaconid sind deutlich getrennte, gleich hohe Spitzen. Das Paraconid ist im Paralophid aufgegangen. Ein markantes Cingulum begleitet die labiale Kronenbasis. Auch hier sind zwei Größenklassen erkennbar, die wahrscheinlich nicht auf eine Dokumentationslücke zurückzuführen sind. BSP 1983 XXII 520 und SMNS 44747 C1 passen in den Maßen gut zu *A. arvernensis* von Cournon. SMNS 44747 C2, C3 und D1 liegen metrisch deutlich darüber und könnten zu *A. robustus* gehören, dessen M_3 aber nicht bekannt ist.

D^3. – Die Milchzähne von *Amphechinus* sind bislang weder beschrieben noch abgebildet. Die beiden als D^3 interpretierten Zähne gehören auf jeden Fall zu einem Erinaceiden und sind Milchzähne wie die sehr dünnen Wurzelreste zeigen. Die subzentral liegende Hauptspitze entsendet je einen Grat nach mesial und distal, lingual ist ein kleiner Talon ohne Innenhügel.

P^4. – Vom P^4 ist nur ein Lingualfragment (BSP 1983 XXII 531) vorhanden. Der vordere Innenhügel überragt den hinteren. Ein Schlußcingulum ist ausgebildet.

Dieses Stück scheint mir für *A. arvernensis* zu groß. Es gibt zwar keine Vergleichsmaße für die linguale Länge, aber das Bruchstück paßt dimensionell nicht zu dem M^2, der sicher zu *A. arvernensis* gehört. Die Zugehörigkeit zu *Plesiosorex* ist morphologisch sicher auszuschließen. Das P^4-Fragment gehört wahrscheinlich zu *A. robustus.*

M^2. – Der wenig usierte M^2 hat einen isolierten Hypoconus. Der Protoconus-Hinterarm gabelt sich etwas lingual vom Zentrum. Ein zarter Arm zieht zur mesialen Metaconusbasis, ein ebenso zarter endet in der distolabialen Ecke des Zahnes. Ein Metaconulus ist nicht ausgebildet. Das breite Parastyl entsendet nach lingual und distal kurze Cingula. Dieser Zahn paßt dimensionell gut zu *A. arvernensis.* Lavocat (1951: 19) gibt für die labiale Länge 2,4 mm an.

M^3. – Der M^3 ist wie sein mandibulares Analogon auf die mesiale Zahnhälfte reduziert. Lingual ist der voluminöse Protoconus, labial davon, durch einen Grat verbunden, folgt der Paraconus. Vom unscheinbaren Parastyl zieht ein Cingulum zur mesialen Protoconusbasis. Die vier M^3 sind metrisch ± homogen und können alle zu *A. arvernensis* gehören.

Diskussion

Die Bestimmung oberoligozäner und untermiozäner *Amphechinus*-Reste ist außerordentlich problematisch. In Faunen oberoligozänen Alters ist mit *Amphechinus arvernensis* und mit dem deutlich größeren *A. robustus* zu rechnen. Die kleinere, zahlreicher belegte Art ist bislang in Gergovie (Typuslokalität in der Limagne), in Cournon, in La Sauvetat, in Chaufour und in Coderet nachgewiesen (Viret 1929: 39; Lavocat 1951: 18 f.; Hugueney 1974: 54, 67; Crochet 1974: 146; Brunet et al. 1981: 327). Von *A. robustus* ist nur der Typus aus Cournon bekannt, der von Lavocat (1951: 22 f.) beschrieben wurde. Das Typusexemplar ist heute nicht mehr vollständig und besitzt nur noch die beiden ersten M inf. (Brunet et al. 1981: 327). Beide Taxa sind nur anhand der Größe unterscheidbar. Für die hier möglicherweise zu *A. robustus* gehörenden Exemplare gibt es nur Vergleichswerte für den M_2, der allerdings kleiner als bei der Typusart ist. Mit Vorbehalt werden alle Zähne, die für *A. arvernenis* zu groß erscheinen, *A. robustus* zugeordnet. Es mag überraschen, daß die spärliche Erinaceidenfauna von Eggingen-Mittelhart 1 zwei Arten der gleichen Gattung birgt. Beide Taxa koexistieren auch in Cournon. Das gemeinsame Vorkommen einer „normalen“ und einer großwüchsigen Art einer Gattung ist zwar sehr selten, scheint aber innerhalb der Insectivoren nicht auf die Erinaceidae beschränkt zu sein. In der umfangreichen Soricidenfauna von Petersbuch 2 koexistiert die zahlreich vertretene *Soricella discrepans* mit der morphologisch identischen aber viel größeren *Soricella* n. sp.

Amphechinus edwardsi (Filhol 1879)

Taf. 4, Fig. 1–4; Abb. 3

Material und Maße (siehe auch Abb. 3)

Tomerdingen: SMNS

44751.1	Unterkieferfragm. dext. mit P_4-M_2, LM_1-M_3-Alv. 9,25 P_4 2,78×1,85 M_1 4,65×2,68×2,72 M_2 3,37×2,30×2,30
44751.2	Unterkieferfragm. dext. ohne Zähne
43508	Unterkieferfragm. dext. mit P_4, LM_1-M_3 (A) 8,20 H_{Coronoid} 12 P_4 2,81×1,89

43510	5 Unterkieferfragm. ohne Zähne
43514	P_4 sin. 2,60×1,68
43509.1	M_1 sin. 4,76×2,64×2,81
43509.2	M_1 sin. 4,65×2,65×2,95
43509.3	M_1 sin. 4,01×2,27×2,46
43512 a1	M_2 sin. 3,42×2,52×2,32
43512 a2	M_2 sin. 3,32×2,38×2,24
43512 b1	M_2 dext. 3,61×2,60×2,39
43512 b2	M_2 dext. 3,61×2,58×2,33
43513.1	M^1 sin. 3,72×3,25×4,11×4,40 ($L_{lab.} \times L_{li.} \times B_v \times B_h$)
43513.2	M^1 sin. 3,49×3,25×3,79×4,18
43513.3	M^1 dext. 4,12×3,38×4,11×4,39
43513.4	M^1 dext. 3,67×3,40×4,06×4,37
43513.5	M^1 dext. 3,61×3,13×3,78×4,02
43511.1	M^2 sin. 3,00×3,52×2,83
43511.2	M^2 dext. 3,12×3,54×2,50
43511.3	M^2 dext. 3,10×3,74×2,83

(Alles außer 44751 Belege und Originale zu Tobien 1939: 160–162, Taf. 1, Fig. 1–4).

Weisenau: SMF

87/85	M^1 dext. 3,71×3,50×3,91×4,22 ($L_{lab.} \times L_{li.} \times B_v \times B_h$)
87/86	M^1 sin. 4,42×3,76×4,35×4,46
87/87	M^1 dext. 3,80×3,38×ca. 3,9×4,14
87/88	M^1 dext. – ×3,48×4,00× –
87/89	M^1-Fragm. sin.
87/90	M^2 dext. – ×2,59×3,64×2,74
87/91	M^2 dext. 2,85×2,45×3,46×2,49
87/92	P_4 sin. 3,15×1,88
87/93	P_4 sin. 2,95×1,98
87/94	P_4 sin. 3,05×2,14
87/95	M_1 dext. 4,65×2,65×2,95 (L×Bv×Bh)
87/96	M_1 dext. 5,00×2,60×2,95
87/97	M_1 dext. – ×2,54×2,92
87/98	M_2 sin. 3,61×2,47×2,36
87/99	M_2-Trigonid sin. Bv 2,20
87/100–103	4 Unterkieferfragm. ohne Zähne

(Alles Belege zu Storch 1988: 341).

Vergleichsmaterial

Chavroche (Allier): NHMB

Chr 2556 Unterkiefer dext. mit A_1-M_3

(Orig. Viret 1938, Abb. 4, 5, 8, Tafelfig. 2; Hürzeler 1944b, Abb. 7, 10, 13; Schaub & Hürzeler 1948, Abb. 2).

Beschreibung

Da *Amphechinus arvernensis* und *A. edwardsi* sehr ähnlich sind, sollen hier in erster Linie die Unterschiede hervorgehoben und nur jene Zahnpositionen beschrieben werden, die bei *A. arvernensis* von Eggingen-Mittelhart 1 nicht belegt sind. Die Funde von Weisenau liegen ausschließlich in Gestalt isolierter Zähne vor, von Tomerdingen gibt es einige, meist zahnlose Unterkiefer.

Unterkiefer. – Das For. mentale liegt stets unter der Mitte des P_4. Der Condylus liegt weit über dem Niveau der Zahnreihe und ist nicht sehr stark transversal ausgezogen. Der Ramus ascendens ist mit ca. 100° schwach nach aboral geneigt. Bei SMNS 43508 (Orig. zu Tobien, 1939, Taf. 1, Fig. 1) sind vor P_4 drei Antemolaralveolen und davor die große Alveole des schräg nach vorne eingepflanzten Incisivus erhalten. Bei einem Stück (SMNS 43510) sind zwei M_3-Alveolen vorhanden, eine Ausnahme, auf die schon Tobien (1939: 161) aufmerksam machte.

P_4. – SMF 87/92 und 94 gleichen dem Exemplar (*A. arvernensis)* von Egg.-Mittelhart 1 in der tiefen Kerbe zwischen dem conischen Paraconid und der Hauptspitze. Bei SMF 87/93 ist zwischen dem Paraconid und der gleich hohen Hauptspitze ein nahezu horizontaler, nicht gekerbter Verbindungsgrat. Alle drei P_4 haben ein sehr zartes Labialcingulum. Die beiden Exemplare aus Tomerdingen haben kein Cingulum und eine tiefe Kerbe zwischen Paraconid und Hauptspitze. SMNS 43508 ist sehr stark abgekaut und nicht beurteilbar.

M inf. – Bei den M_1 liegt das Paraconid, das sich aus dem gekerbten Paralophid als deutliche Spitze hervorhebt, genau mesial vom Metaconid. Das Labialcingulum ist breit und kontinuierlich. Das Schlußcingulum steigt zum Entoconid auf und vereinigt sich mit dessen Hinterarm. Der M_2 gleicht morphologisch dem Exemplar aus Eggingen-Mittelhart 1. Das Labialcingulum endet unter dem Hypoconid. Das Schlußcingulum ist stark reduziert oder fehlt ganz. In den M inf. besteht kein Unterschied zwischen den Exemplaren von Weisenau und Tomerdingen.

M sup. – Allen M^1 gemein ist ein Protoconus-Hinterarm, der zur lingualen Metaconusbasis zieht. Der in der Stärke variable Vorderarm des conischen Hypoconus vereinigt sich mit dem Protoconus-Hinterarm. Bei SMNS 43513.2 ist ein kleiner, isolierter Metaconulus ausgebildet, bei den M^1 aus Weisenau nicht. Der Zahn ist von einem starken Cingulum umgeben, das lingual am Protoconus und am Hypoconus unterbrochen ist. Das Längen-Breiten-Verhältnis der beiden ersten M sup. ist diagnostisch relevant. Tobien (1939: 162) errechnete an sieben M^1 von *A. arvernensis* aus Coderet Indices (L×100/B) zwischen 69,8 und 82,1. Die entsprechenden Werte der fünf M^1 von *A. edwardsi* von Tomerdingen liegen nach eigenen Berechnungen zwischen 83,5 und 93,8, bei den drei Exemplaren von Weisenau zwischen 87,9 und 99,1. Sie sind also länger als bei der oligozänen Form.

Bei den beiden M^2 von Weisenau und den drei von Tomerdingen ist die Dominanz des Protoconus-Hinterarms über den Hypoconus-Vorderarm stärker als am M^1. Es bestehen keine Unterschiede zwischen den Formen aus Weisenau und von Tomerdingen. Von differentialdiagnostischer Bedeutung ist, daß sie stets länger als breit sind. Der *arvernensis*-M^2 aus Eggingen-Mittelhart 1 ist dagegen kürzer als breit.

Bei den vergleichbaren Zahnpositionen sind keine wesentlichen morphologischen Unterschiede zwischen den Populationen von Eggingen-Mittelhart 1, Tomerdingen und von Weisenau auszumachen. Lediglich der M^1 mit isoliertem Metaconulus von Tomerdingen, der zugleich der kleinste ist, weicht von den übrigen ab.

Diskussion

Außer SMNS 44751 sind alle Funde von Tomerdingen Belege zu Tobien (1939). Die vorliegenden Funde von Weisenau beinhalten nicht das Originalmaterial von *Erinaceus priscus* Meyer 1846, welches Schlosser (1887: 96, Taf. 4, Fig. 2, 4, 6, 8, 9, 21, 26, 28, 29, 34–36, 41) nach Manuskriptzeichnungen H. v. Meyers abbildet. Nach Storch (1988: 341) sind die Originalexemplare nicht mehr auffindbar. Sowohl Schlosser (1887: 97) als auch Viret (1929: 38) bezweifelten die Homogenität des Originalmaterials. Da die Zweifel ohne dieses nicht zu beheben sind, wertet Storch l. c. *Erinaceus priscus* Meyer als nomen dubium und determiniert die heute noch vorhandenen Funde von Weisenau als *Amphechinus edwardsi.*

Amphechinus edwardsi (Filhol) ist in den agenischen Faunen von St. Gérand (Typuslokalität), Chaveroches, Saulcet, Cluzel und Montaigu durch meist spärliche, zum Teil aber sehr gut erhaltene Reste (z. B. Schädel von Saulcet) dokumentiert (Viret 1929: 36 f.; 1938; Hürzeler 1944b; Hugueney 1974: 54, 67). Als Unterschiede zum oberoligozänen *Amphechinus arvernensis* nennt Hugueney (l. c. S. 54) den bei *A. edwardsi* stärker transversal ausgezogenen Mandibularcondylus, der höher über der Zahnreihe liegt, in den relativ zu den M_1 weniger reduzierten M_2, den massiver gebauten P^4 und die in der Mitte weniger eingeschnürten (moins resserrés) M sup. Viret (1938) ist sicher, daß diese beiden Erinaceinen nur aufeinander folgende Mutationen einer Art sind.

Die erstgenannten Unterschiede sind an isolierten Zähnen grundsätzlich nicht zu erkennen. Ein P^4 liegt im Weisenauer Material nicht vor. Bei den M^1 und M^2 scheint mir das Längen-Breiten-Verhältnis das sicherste Unterscheidungskriterium zu sein (siehe dazu Tobien 1939: 162). Die beiden ersten maxillaren Molaren des agenischen *Amphechinus edwardsi* sind relativ länger als die des oberoligozänen *A. arvernensis.* Die Funde von Weisenau und Tomerdingen können ohne Vorbehalte auf *A. edwardsi* bezogen werden.

?*Amphechinus* sp. 1 und sp. 2

Taf. 3, Fig. 9–11; Abb. 3

Material und Maße (siehe auch Abb. 3)

Petersbuch 2: BSP 1976 XXII
2620 P^4-Fragm. sin. L_{li} 2,60 (sp. 1)
2621 P^4 sin. 3,15×2,37×2,98 (sp. 1)
2622 M^2 sin. 3,60×3,00×4,27 (sp. 2)
Petersbuch 2: SMNS 44749
1. P^4 sin. 3,75×2,72×3,45 (?sp. 1)
2. M^1 sin. 3,48×3,03 3,40×3,70 (sp. 1)
3. M^2 sin. 3,90×3,05×4,40 (sp. 2)
Erkertshofen 2: BSP 1974 XIV
193 M^2-Fragm. sin. B_v 4,10 (sp. 2)

Beschreibung

Die spärlichen *Amphechinus*-Funde von Petersbuch 2 liegen ausschließlich in Gestalt isolierter Maxillarzähne vor, von Erkertshofen 2 gibt es nur ein Bruchstück.

P^4. – Die drei P^4 sind in erster Linie durch ihre deutlich größeren Maße von den P^4 der beiden *Galerix*-Arten von Petersbuch 2 zu unterscheiden. Bei zwei Exemplaren ist das prominente Parastyl erhalten. Der Mesialrand des Zahnes ist konkav eingezogen. Der vor dem Haupthöcker liegende vordere Innenhügel überragt den hinteren. Das markante Schlußcingulum reicht von der distalen Basis des „Hypoconus“ zur hinteren Labialecke des Zahnes. Beim größeren, vollständigen Stück (SMNS 44749.1) ist das Mesialcingulum in der Mitte unterbrochen, beim deutlich kleineren (BSP 1976 XXII 2621) kontinuierlich.

M^1. – Der M^1 ist für einen Erinaceinen und im Vergleich zu den anderen Zähnen auffallend klein, aber deutlich größer als die M^1 von *Galerix* von Petersbuch 2. Das Fehlen eines Metaconulus sichert die Zugehörigkeit zu einem Erinaceinen. Ein Protoconulus ist nur als leichte Anschwellung des Protoconus-Vorderarmes zu erkennen. Der Protoconus-Hinterarm biegt in das Zentrum und endet abrupt vor der lingualen Metaconus-Basis. Der spitzconische Hypoconus ist isoliert. Der Zahn

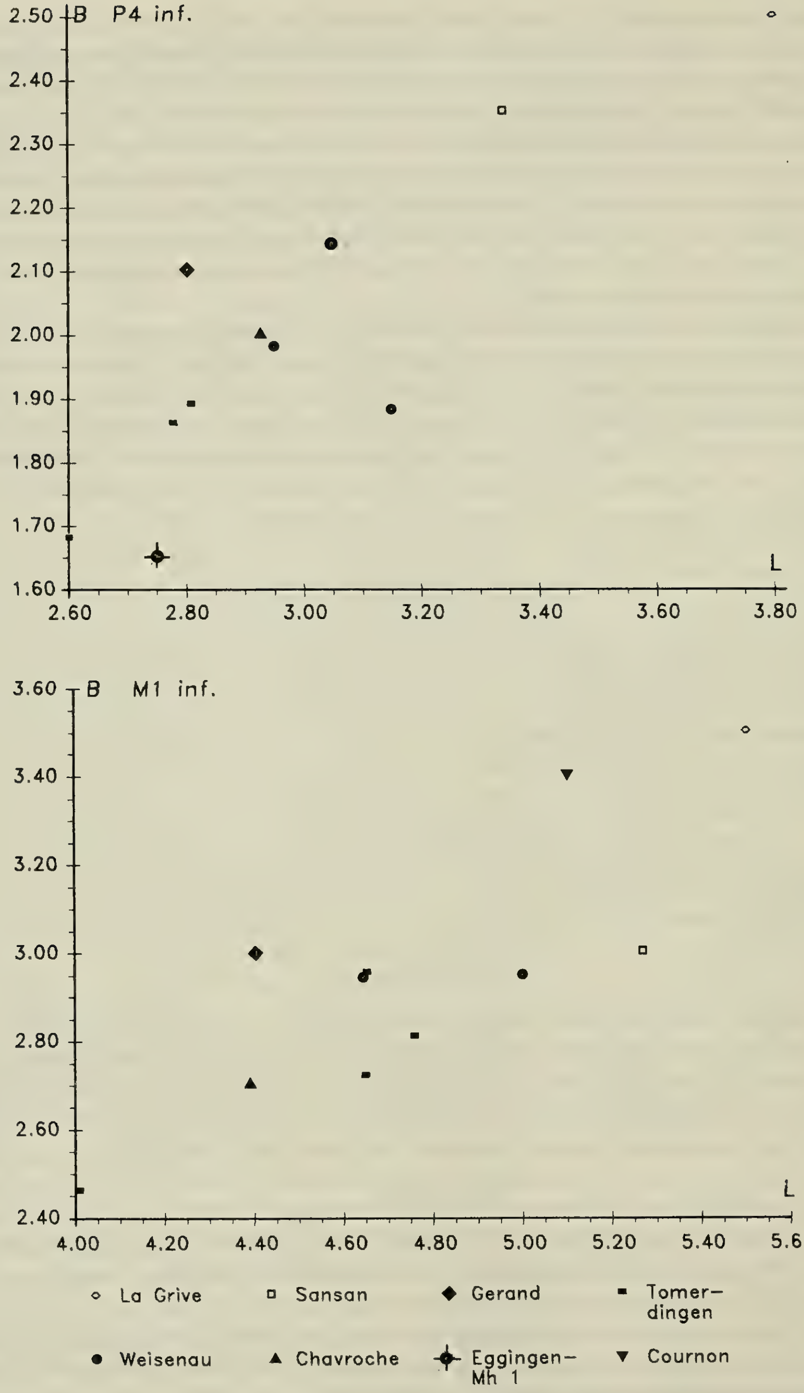


Abb. 3a. Längen-Breiten-Diagramme für die P_4 und M_1 verschiedener *Amphechinus*-Arten. Legende siehe Abb. 3b.

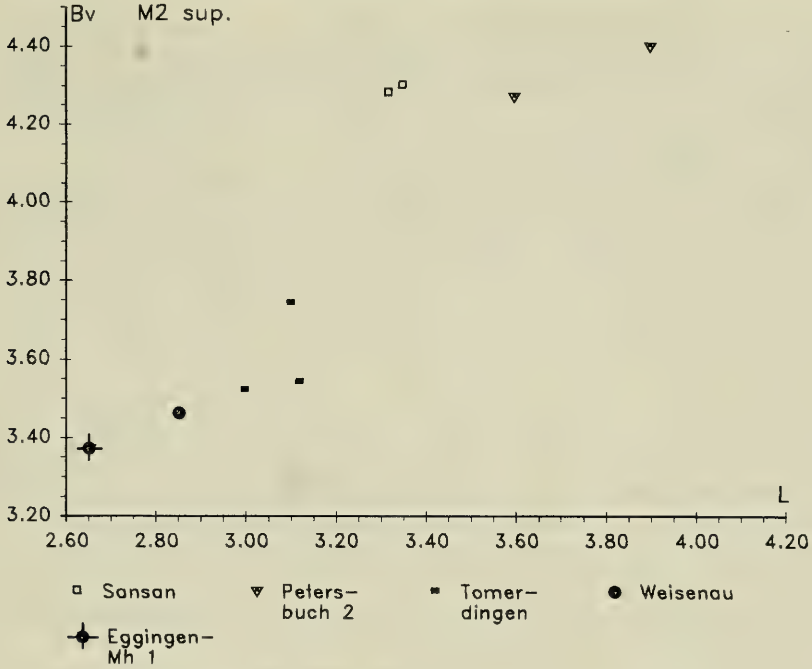


Abb. 3b. Längen-Breiten-Diagramm für die M^2 verschiedener *Amphechinus*-Arten.

La Grive:	*Amphechinus intermedius*
Sansan:	*Amphechinus ginsburgi*
Petersbuch 2:	*Amphechinus* sp. 2
St. Gerand:	*Amphechinus edwardsi* (Werte aus BAUDELOT 1972: 219 u. Tab. 18)
Weisenau, Tomerdingen:	*Amphechinus edwardsi*
Chavroche:	*Amphechinus edwardsi*
Cournon:	*Amphechinus robustus* (Werte aus BRUNET et al. 1981: 327)
Eggingen-Mittelhart 1:	*Amphechinus arvernensis*

ist von einem starken Cingulum umgeben, das nur lingual über Proto- und Hypoconus und an der Hinteraußenecke unterbrochen ist.

M^2. – Die beiden M^2 von Petersbuch 2 und das Mesialfragment von Erkertshofen 2 sind deutlich größer als der M^1 und können kaum demselben Taxon angehören. Der Protoconus-Vorderarm zieht am Paraconus vorbei und mündet in das Parastyl. Bei beiden M^2 vereinigt sich der Protoconus-Hinterarm mit dem gleichstarken Hypoconus-Vorderarm. In der Mitte des Verbindungsgrates weist ein schwacher transversaler Grat zur Zahnmitte, der bei BSP 1976 XXII 2622 zu einem undeutlichen Metaconulus angeschwollen ist. Distal und labial sind kurze Cingula ausgebildet.

Diskussion

Es ist verwunderlich, daß diese Form ausschließlich durch Maxiallarzähne dokumentiert ist. Die dimensionell dazu passenden Mandibularzähne aus der Fauna von Petersbuch 2 können auf keinen Fall mit den Oberkieferzähnen assoziiert werden und werden mit Vorbehalten als ?*Plesiosorex* n. sp. determiniert. Alle *Amphechinus*-Molaren zeichnen sich durch starke Cingula aus, was auch für die hier vorliegenden M sup. gilt. Die dazu gehörigen M inf. müßten ebenfalls starke Cingula haben.

Zur Artbestimmung ist die Abgrenzung gegen den älteren *A. edwardsi* und die jüngeren *A. ginsburgi* und *A. intermedius* sowie gegen die von Gibert (1975) beschriebenen spanischen *Amphechinus*-Arten nötig. *A. rusingensis* aus dem Miozän von Ostafrika ist deutlich kleiner (Butler 1984, Tab. 5) und kommt hier nicht in Betracht.

Die beiden vollständigen, in der Größe stark differierenden P^4 repräsentieren möglicherweise zwei Taxa. Der kleinere sowie der M^1 liegen metrisch in der Größenordnung von *A. baudelotae* von Valtorres (Gibert 1975, Tab. 1, Taf. 1, Fig. 3). Bei dessen M^1 ist aber der Metaconulus deutlich als conische Spitze ausgeprägt. Vom P^4 von *A. edwardsi* liegen mir keine Vergleichsmaße vor. In den Populationen von Tomerdingen und Weisenau ist diese Zahnposition nicht belegt. Bei *A. edwardsi* von Saulcet hat der P^4 stärker nach mesial konvergierende Seiten und ein breites, weniger prominentes Parastyl (Hürzeler 1944b, Fig. 4). Die M^1 von Weisenau und Tomerdingen sind größer und vor allem breiter. Das Exemplar von Petersbuch 2 liegt aber in deren morphologischer Variationsbreite, lediglich das Cingulum ist hier schwächer.

Die beiden sehr großen M^2 sind deutlich größer als bei *A. edwardsi* von Tomerdingen und Weisenau, *A. baudelotae* von Valtorres und *A. ginsburgi* von Sansan. Sie sind aber auch deutlich kleiner als bei *A. robinsoni* von Manchones (vgl. Baudelot 1972: 219, Taf. 10, Fig. 6; Gibert 1975: Tab. 1, Taf. 1, Fig. 5, 6). Morphologisch unterscheiden sie sich von allen bekannten europäischen *Amphechinus*-Arten durch den direkt ins Parastyl mündenden Protoconus-Vorderarm.

Problematisch ist auch die Abgrenzung gegen die drei *Mioechinus*-Arten: *M. sansaniensis* (Lartet) aus La Grive, *M. oeningensis* (Lydekker) aus Oeningen und *M. tobieni* Engesser von Eskihisar. Oberkieferzahnreihen dieser Spezies bildet Engesser (1980, Abb. 24) ab. Insbesondere die Molaren zeigen auffallende Ähnlichkeiten mit jenen der *Amphechinus*-Arten. Beide Genera unterscheiden sich wesentlich in craniologischen Merkmalen. Es ist daher wenig hilfreich, anhand weniger isolierter Zähne neue Arten zu benennen, deren Gattungszugehörigkeit unsicher ist. Die vorliegenden Funde werden mit Vorbehalt zu *Amphechinus* gestellt, weil in Faunen des unteren Miozäns *Mioechinus* bislang nicht nachgewiesen ist. Die kleinere Form, repräsentiert durch den M^1 und die P^4, wird sp. 1 genannt. Die größere, sp. 2, ist nur durch zwei M^2 belegt. Selbst der größere P^4 kann nicht mit diesen assoziiert werden.

Familie Metacodontidae Butler 1948

Gattung *Plesiosorex* Pomel 1854

Plesiosorex cf. *soricinoides* (Blainville 1838)

Taf. 4, Fig. 5–7; Taf. 5, Fig. 1–2

Material und Maße

Ulm-Westtangente: SMNS

44733 Sedimentblock mit Unterkiefer dext. mit M_1-M_2; LM_1-M_3-Alveole 7,9
M_1 3,60×1,90×1,73 M_2 2,50×1,71×1,54
H lingual unter M_1 4,4

44738 Sedimentblock mit Unterkiefer dext. mit P_4-M_2; LP_4-M_2 8,1
P_4 2,00×1,26 M_1 3,67×(1,75)×(1,60)
M_2 2,64×1,74×1,52 H lingual unter M_1 4,4

44739 Sedimentblock mit Unterkiefer sin. mit vollständigem Rostralteil und P_4-M_2; L Infradentale-P_4 7,9 LP_4-M_2 8,35

P_4 2,13×1,46 M_1 4,00×2,35×2,20 M_2 2,98×2,05×1,83
H labial unter M_1 4,1
44740 Sedimentblock mit mehreren Zähnen eines Individuums;
P^3 La 2,72 Li 2,00 Bv 2,78
$P_{?3}$ dext. 1,26×1,04 ?P2 1,21×1,14
44741 Sedimentblock mit mehreren Knochensplittern und Einzelzähnen;
P^4 dext. La 4,45 Li 2,73 Bv 3,00
M^2 dext. La ca. 2,1 Li 1,95 Bv 3,62
44742 7 Einzelzähne, 1 Fragm.;
1. P_3 sin. 1,29×1,05
2. P_4 sin. 2,00×1,35
3. M_3 dext. 1,84×1,41×1,19
4. Psup. 1,23×1,12
5. Psup. 1,23×0,99
6. Psup. 1,28×1,10
7. Psup. 1,45×1,23
8. P^4-Fragm. dext. La 4,05

Ulm-Westtangente: Coll. WANNEMACHER
UW 2 Unterkiefer sin. mit I_2-Stumpf, 5 P-Alveolen und
P_4-M_3; LP_4-M_3 10,1 LP_4-M_2 8,5 LM_1-M_3 (7,85)
L I_2-Hinterrand-P_4 6,6, H labial unter M_1 4,3
P_4 2,15×1,37 M_1 3,66×2,24×2,15 M_2 2,77×1,94×1,77
M_3 1,79×1,39×1,15

Beschreibung

Bis auf einige Einzelzähne liegen alle Funde in kleinen Sedimentblöcken, so daß von den Unterkiefern jeweils nur die Lingual- oder Labialseite zu sehen ist.

Unterkiefer. – Es sind nur mehr oder weniger große Corpusbruchstücke vorhanden. Bei einem (SMNS 44733) ist noch ein Teil des mäßig nach rostral geneigten Proc. coronoideus erhalten, bei einem weiteren (UW 2) ist noch erkennbar, daß der aufsteigende Ast stark nach außen geneigt war. Bei zwei Stücken ist der Rostralteil vollständig, die Margo alveolaris aber derartig verdrückt, daß die Alveolenzahl nur bei UW 2 erkennbar ist. Vor dem großen I_2 ist Platz für die Alveole des großen einwurzeligen I_1. Zwischen I_2 und P_4 sind fünf stark verdrückte Alveolen. Die beiden vorderen, schrägen nehmen den I_3 und den Canin auf, die folgenden ± senkrechten die P_1-P_3, bei Annahme, daß alle einwurzelig sind. An einem mit der Labialseite eingebetteten Exemplar ist die für *Plesiosorex* typische starke, von der Hinterwurzel des M_3 zum For. mandibulare ziehende, als Crista ausgebildete Linea mylohyoidea zu sehen. Das aborale For. mentale liegt unter der Vorderwurzel des P_4, das orale unter der ersten bis zweiten Alveole vor P_4.

P inf. – Von den Prämolaren können nur die P_4 sicher bestimmt werden. Bei den anderen isoliert vorliegenden einwurzeligen Zähnen ist die Zahnposition nicht sicher zu ermitteln, lediglich die Zugehörigkeit zu *Plesiosorex* steht außer Frage. SMNS 44742.1 gleicht weitgehend dem in ENGESSER (1979, Taf. 4d) abgebildeten P_3 von *Plesiosorex* cf. *soricinoides* von Chaveroche, ist allerdings einwurzelig.

Am zweiwurzeligen P_4 entsendet die ungefähr in der Mitte liegende Hauptspitze je einen Grat zur mesialen Kronenbasis und zum distalen Basalhöckerchen. Die Metaconidknospe ist ungefähr dreiviertel hoch und liegt der Hauptspitze eng an. Das Labialcingulum dünnt nach mesial aus.

M inf. – Die M inf. nehmen von oral nach aboral rasch an Größe ab. Am M_1 ist das Talonid deutlich niedriger als das Trigonid. Der Trigonidwinkel beträgt ungefähr

45°. Das Entoconid ist niedriger als das Metaconid und höher als das Hypoconid. Das Präcingulid ist dünn. Die Kronenbasis ist labial zwischen den Wurzeln leicht eingeschnürt. Der M_2 ist deutlich niedriger als der M_1. Er hat ein vergleichsweise markantes Präcingulid. Der M_3 wirkt plump und hat nur ein schwaches Präcingulid.

P^3. – Der hier als P^3 interpretierte Zahn (SMNS 44740) ist in Sediment eingebettet, hat zwei (!) Innenhügel und sieht auf den ersten Blick wie ein kleiner P^4 aus. Von den beiden markanten Innenhügeln ist der vordere etwas höher. Er entsendet einen Grat zum genau labial von ihm liegenden winzigen Parastyl. Die Hauptspitze, gut doppelt so hoch wie der „Protoconus", mündet distolabial in ein langes Metastyl, dessen Spitze beschädigt ist. Der Hinterrand des Zahnes ist stark eingebuchtet und ohne Cingulum. Der P^3 von *Plesiosorex soricinoides* ist nicht bekannt. Beim jüngeren *P. germanicus* von Viehhausen und von Maßendorf hat dieser Zahn nur einen Innenhügel (Schötz 1989, Abb. 2). Herrn Schötz verdanke ich den Hinweis, daß das vorliegende Stück ein P^3 sein könnte. Bei *Galerix* ist ja bekannt, daß die primitiveren Arten, z. B. *G. symeonidisi* und *G. socialis,* P^3 mit zwei Innenhügeln haben, *G. exilis* und *G. stehlini* haben dagegen einen einfacheren P_3 mit nur einem Innenhügel. Bei *Plesiosorex* könnte es durchaus genauso sein.

P^4. – Der P^4 (SMNS 44741), der in einem Sedimentblock in unmittelbarem Zusammenhang mit mehreren undefinierbaren Knochensplittern und einem beschädigten M^2 liegt, weicht vom oben beschriebenen P^3 vor allem in den Maßen stark ab. Die beiden Innenhügel sind deutlich niedriger und weitständiger. Am Vorderende des „Hypoconus" sind zwei kleine accessorische Spitzchen ausgebildet. Der Hinterrand ist beschädigt, stark konkav eingezogen und trägt ein Schlußcingulum. Ein gut erhaltenes Labialbruchstück (SMNS 44742.8) zeigt das prominente, conische Parastyl und das tief gekerbte Metastyl.

M^2. – Der stark abgeriebene und beschädigte M^2 ist durch die zentral liegenden Para- und Metaconus leicht als *Plesiosorex*-Zahn zu erkennen. Der Hypoconus ist deutlich niedriger als der Protoconus und durch einen Grat mit dem Hypoconus-Hinterarm verbunden, dessen Verlängerung zur Hinteraußenecke des Zahnes reicht.

Diskussion

Plesiosorex gehört zu den außerordentlich seltenen Insectivoren. Er ist meist nur durch Einzelfunde dokumentiert. Die relativ zahlreichen Funde von *Plesiosorex germanicus* von Viehhausen bei Regensburg, von Seemann (1938: 27 ff.) als *Myogale germanica* beschrieben, galten bislang als verschollen. Schötz (1989: 150 f.) berichtet, daß sie fast alle noch vorhanden sind, und gibt anläßlich der Bearbeitung der Maßendorfer *Plesiosorex*-Population eine ausführliche vergleichende Charakteristik. Aus Deutschland sind noch spärliche Funde von Großlappen und vom Aumeister bei München bekannt. Heizmann et al. (1980: 4) signalisieren das Vorkommen von *Plesiosorex* in der Fauna von Langenau 1.

Die Typusart der Gattung *Plesiosorex* ist *Plesiosorex soricinoides.* Der Typus, von Blainville (1838) unter dem Namen *Erinaceus soricinoides* erstmals beschrieben und von Pomel (1854) dem Genus *Plesiosorex* zugeordnet, stammt von der oligozänen (Stampium) Fundstelle Chaufour in der Limagne (Frankreich). Viret (1940) beschreibt einen Unterkiefer von *Plesiosorex* cf. *soricinoides* aus dem Aquitan von Chaveroches. Der gleiche Autor dokumentiert 1946 einen Unterkiefer von *Plesiosorex soricinoides* aus dem Oligozän (Stampium) von Marseille-Saint-André. Das aquitane Alter der Fauna von Ulm-Westtangente läßt erwarten, daß die vorliegenden Funde von *Plesiosorex* ebenfalls der Art *soricinoides* angehören. Sie stimmen in der Neigung des Proc. coronoideus, der Lage der Forr. mentalia und in den Größenverhältnissen, soweit aus der Literatur vergleichbare Werte zu erlangen sind, mit den Formen von Chaveroches und Saint-André weitgehend überein. Bei *P. soricinoides* von Saint-André hat der P_3 ebenfalls nur eine Wurzel (VIRET 1946, Fig. 1), beim Exemplar von Chaveroches zwei deutlich getrennte (VIRET 1940, Fig. 13). Der Rostralteil scheint bei einem Unterkiefer von Ulm-Westangente verkürzt. Die vergleichbaren Maße werden im folgenden gegenübergestellt.

Meßstrecke	Ulm-Westt. UW 2	Chaveroches FSL 4428	Saint-André NMB Mar. 228
L Hinterrand I_2-P_4	6,6	7,0	7,8
LM_1-M_3	7,85	7,2	8,0

Plesiosorex germanicus von Viehhausen ist zum Teil deutlich größer, hat ein weiter aboral liegendes For. mentale und M inf. mit markantem Labialcingulum (SEEMANN 1938: 27 ff., Abb. 22). Diese Art kommt für die vorliegende Population nicht in Frage. *Plesiosorex styriacus,* durch zwei Mandibelbruchstücke von Schönegg und Voitsberg in Österreich spärlich dokumentiert (THENIUS 1949: 684 ff.), stimmt dimensionell und im schwachen bis fehlenden Labialcingulum der M inf. (THENIUS 1949, Fig. 4c) mit den Funden von Ulm-Westtangente überein. Bei dieser Art liegt aber das For. mentale, wie bei *P. germanicus,* unter der Vorderwurzel des M_1. Die Linea mylohyoidea reicht weiter nach oral bis unter den M_2. Diese Unterschiede genügen, um die vorliegenden Funde nicht mit *P. styriacus* zu identifizieren. THENIUS (l. c. S. 688) synonymisiert die Art *germanicus* mit *Plesiosorex styriacus,* was durch das ähnliche geologische Alter beider Funde plausibel erscheint. WILSON (1960: 25) folgte hierin THENIUS. ENGESSER (1972: 59, 1979: 12) weist auf die Unterschiede beider Taxa hin und gebraucht den Namen *Plesiosorex germanicus.* SCHÖTZ (1989: 151), der die Fauna von Viehhausen aus eigener Anschauung kennt, ist ebenfalls für die Beibehaltung des Artnamens *P. germanicus.* Der bislang best dokumentierte Vertreter dieser Gattung ist *Plesiosorex coloradensis* aus der Pawnee Creek Formation (Martin Canyon local fauna, Quarry A, Colorado, USA). WILSON (1960: 25 ff.) hält diese Art für evoluierter als die europäischen aquitanen Spezies und für weniger progressiv als *P. styriacus* (incl. *P. germanicus).*

Die Funde von Ulm-Westtangente sind primitiver als jene von Viehhausen und aus dem steirischen Tertiär. Sie stimmen weitgehend mit den beiden Exemplaren von Chaveroches und Saint-André überein. Lediglich der Rostralteil scheint verkürzt. Die Determination lautet daher *Plesiosorex* cf. *soricinoides* (BLAINVILLE).

?*Plesiosorex* n. sp.

Taf. 5, Fig. 3–6

Material und Maße

Petersbuch 2: BSP 1976 XXII
- 2617 M_1 sin. 5,45×2,25×2,45 (L×B_v×B_h)
- 2618 M_1 dext. 4,80×2,45×2,35
- 2619 M_1 dext. 4,50×2,40×2,40

Petersbuch 2: SMNS
- 44748 Unterkiefer sin. mit M_3 3,05×2,05

Beschreibung

Bei allen drei M_1 fällt das lange Trigonid auf. Die Spitzen sind hoch und schlank, das Metaconid ist deutlich niedriger als das Protoconid und liegt mesiolingual von diesem. Die beiden etwa gleich hohen Talonidhöcker sind niedriger als das Metaconid. Das Paraconid markiert das mesiolinguale Ende des nicht gekerbten Paralophids, ist aber kaum als eigene Spitze erkennbar. Bei Nr. 2617 und 2619 ist ein hauchdünnes Präcingulid angedeutet.

Beim Unterkieferbruchstück mit M_3 ist die Basis des nahezu senkrechten Proc. coronoideus und der löffelförmige Proc. angularis erhalten. Die etwa vom Distalende des M_3 zum For. mandibulare reichende Linea mylohyoidea ist sehr dünn. Der M_3 wirkt insgesamt plump. Das Talonid ist etwas kürzer als das Trigonid. Ein schwaches Präcingulid ist ausgebildet.

Diskussion

Diese Form ist außerordentlich problematisch, da die Gattungszugehörigkeit und die Homogenität des Materials fraglich sind. Bei allen drei mutmaßlichen M_1 ist aufgrund des weiten Trigonidwinkels nur sicher, daß es sich um erste Molaren handelt, wenngleich bei den beiden kleineren das Trigonid breiter als oder so breit wie das Talonid ist, was bei Insectivoren im allgemeinen für die M_2 charakteristisch ist. Proportionell und metrisch ist schwer vorstellbar, daß alle drei M_1 eine Art repräsentieren. Daß die beiden kleineren Exemplare M_2 sind, halte ich wegen des weiten Trigonids, das bei den M_2 meist enger ist als bei den M_1, für unwahrscheinlich. Es ist aber auch sehr unwahrscheinlich, daß die besagten drei Zähne zwei Taxa repräsentieren.

Die Gattungszugehörigkeit bedarf ebenfalls der Erörterung. Die Größe der Objekte läßt zunächst an einen Erinaceinen denken. Man wird in dieser Erwartung bestärkt, da es zu den vorhandenen Erinaceinen-Maxillarzähnen keine Unterkieferzähne gibt. Bei allen Erinaceinae ist aber der M_3 per definitionem einwurzelig und hat kein Talonid mehr, bei *Dimylechinus* ist er sogar gänzlich eliminiert. Der hier zugeordnete M_3 ist aber zweiwurzelig und hat ein Talonid. Die M inf. aller Erinaceiden haben ein starkes Labialcingulum, ein gekerbtes Paralophid, sind breiter und nicht so hochkronig. Ich halte es daher für ausgeschlossen, daß die zur Diskussion stehenden Zähne einen Erinaceiden repräsentieren.

Die drei M_1 zeigen auf den ersten Blick gewisse Affinitäten zu *Amblycoptus* KORMOS, einem großen Soriciden, dessen M_1 ebenfalls ein stark verlängertes Trigonid und ein niedriges Metaconid hat. Die Vertreter dieser Gattung sind aber wesentlich jünger. *Amblycoptus oligodon* KORMOS und *A. topali* JANOSSY sind aus dem ungarischen Pliozän, *Amblycoptus* n. sp. aus dem jüngsten Abschnitt des türkischen Miozäns (KORMOS 1926, Taf. 3; JANOSSY 1972: 38 ff., Taf. 3/6–10; ENGESSER 1980: 133, Abb. 73). Die Gattung *Amblycoptus* hat auch nur zwei M inf., der M_1 eine stark nach distal weisende Wurzel und die Morphologie des Talonids ist gänzlich abweichend. Die vorliegenden M_1 gehören mit Sicherheit nicht zu einer primitiven *Amblycoptus*-Art.

Am ehesten repräsentieren diese Zähne einen für das stratigraphische Alter der Fauna relativ modernen Metacodontiden. Aufgrund der Größe der Zähne und wegen des langen Trigonids der M_1 ist nur der Vergleich mit *Plesiosorex schaffneri* ENGESSER von Anwil angebracht. Diese Art ist bislang durch den Holotypus, einem

Mandibelfragment mit Incisivus und teilweise beschädigten, mäßig usierten P_4-M_3, sowie einen M^1 aus der jungmiozänen Fauna von Anwil belegt (ENGESSER 1972: 54 ff., Abb. 7, 8). Übereinstimmung mit den vorliegenden M_1 besteht im vergrößerten Triogonid und im schwachen Labialcingulum. Die morphologischen Abweichungen sind aber unverkennbar. So ist bei der Anwiler Form das Paralophid gekerbt. Das Metaconid scheint, soweit der Abkauungsgrad diese Beurteilung zuläßt, höher gewesen zu sein. Beim M_3 ist das Trigonid ungefähr gleich lang wie das Talonid, das Paraconid besser als terminaler Paraconidhöcker erkennbar. Beim vorliegenden Exemplar biegt das Paralophid am Mesialende des Zahnes nach lingual um und dünnt aus, ohne daß ein Paraconid erkennbar wäre. Die Linea mylohyoidea, die bei *Plesiosorex* als starke Crista ausgebildet ist, ist hier nur eine dünne Linea.

All diese Abweichungen sind derart gewichtig, daß selbst eine Zuordnung zur Gattung *Plesiosorex* nur provisorisch sein kann. Die Benennung eines neuen Genus anhand von vier Zähnen, die nicht mit Sicherheit zur gleichen Art gehören, verbietet sich ebenfalls. Für eine sichere Ansprache wären besser erhaltene Unterkiefer mit erhaltenem Antemolarenteil nötig. Die Determination ?*Plesiosorex* n. sp. scheint mir vertretbar.

Familie Dimylidae SCHLOSSER 1887

Bei den Dimyliden hielt man früher (z. B. HÜRZELER 1944, MÜLLER 1967) den kräftigen zweiwurzeligen Zahn im Rostralteil des Unterkiefers für den Caninus. SCHMIDT-KITTLER (1973) legte dar, daß es sich bei dem vergrößerten vorderen Antemolaren um den P_1 handeln muß, und daß der einwurzelige Zahn davor der C inf. ist. Aufgrund der Nähe der Dimyliden zu den Talpiden interpretiert er den hinteren Innenhügel des M^1 als Metaconulus. Diese Vorschläge werden im folgenden übernommen.

Gattung *Dimylus* H. v. MEYER 1846

Dimylus paradoxus H. v. MEYER 1846

Taf. 6, Fig. 1–10; Taf. 7, Fig. 1–11; Abb. 4

Material (Maße siehe Tab. 6, Abb. 4)
Ulm-Westtangente: SMNS 44753–44755, 44757–44765, 44518–44521, 44807
52 Unterkieferfragm. mit Zähnen, 1 Gesichtsschädel mit Zähnen, 1170 Einzelzähne.
Ulm-Westtangente (hangende Lage): SMNS 44756
5 Einzelzähne.
Haslach: SMNS
44785 Unterkieferfragm. mit P_4-M_2
44786 *Dimylus* sp.
Unterkieferfragm. dext. m. M_1-M_2

Vergleichsmaterial (Maße siehe Tab. 6, Abb. 4)
Weisenau (Locus typicus): SMF
M 1782 c Unterkieferfragm. dext. mit P_4-M_2
(Lectotypus, Orig. MÜLLER 1967: 25, Abb. 7, Tab. 4).
M 1782 a Unterkieferfragm. sin. mit P_4+M_2
(Orig. SCHLOSSER 1987, Taf. 4, Fig. 51).
M 1782 b Unterkieferfragm. sin. mit M_2
M 3314 a Unterkieferfragm. sin. ohne Zähne
M 3314 b Unterkieferfragm. dext. ohne Zähne
M 3314 c Unterkieferfragm. sin. mit M_2-Trigonid

M 3314 e Unterkieferfragm. dext. mit M_1
M 3332 a Unterkieferfragm. dext. mit M_1-M_2
M 3332 b Unterkieferfragm. dext. mit M_2-Trigonid
M 3319 b Unterkieferfragm. dext. mit M_2
M 3316 M^1 sin.
(Belege zu Müller 1967: 23 f., Taf. 4; Storch 1988: 339).

Budenheim: SMF
4672 Oberkieferfragm. sin. mit P^4-M^1
4676 Unterkieferfragm. sin. mit P_4-M_2
(Belege zu Müller 1967: 26, Tab. 4; Storch 1988: 341).

Budenheim/Heßler: SMF
87/4 Unterkieferfragm. dext. mit P_4
(Beleg zu Storch 1988: 342).

Eggingen (= Eckingen): BSP 1881 IX
521 Oberkieferfragm. sin. mit C, P^4-M^2 (C sup. extra);
(Orig. Schlosser 1887: 10, Taf. 4, Fig. 38; Müller 1967, Abb. 8, Tab. 4).
520 Unterkieferfragm. dext. mit P_1, P_4-M_1
(Orig. Schlosser 1887: 105, Taf. 4, Fig. 40+48; Beleg zu Meyer 1865: 217; Müller 1967: 26 f., Tab. 4).
8 Unterkieferfragm. dext. mit C, P_3-M_2
(Orig. Schlosser 1887: 105 f., Taf. 4, Fig. 7+57; Beleg zu Müller 1967: 26 f., Tab.4).

Gaimersheim: BSP 1952 II
2184 P_4 dext.
2185 M_1 dext.
(Beleg zu Müller 1967: 26–28, Tab. 4).

Beschreibung der Funde von Ulm-Westtangente und Haslach

Die über 1000 Funde von Ulm-Westtangente stellen die bislang umfangreichste Population von *Dimylus paradoxus* dar. Mit über 90% Anteil an der drei Taxa umfassenden Dimylidenfauna ist er der dominierende Dimylide und der am häufigsten nachgewiesene Insectivore der Fauna überhaupt. *Dimylus paradoxus* wurde zuletzt von Müller (1967: 23 ff.) anhand der damals verfügbaren Funde ausführlich beschrieben. Die zahlreichen Neufunde gestatten nun die morphometrische Variabilität aufzuzeigen. Die vergleichsweise vielen Kieferfunde mit Zähnen ermöglichen auch Aussagen über die Größenbeziehung der Zähne zueinander.

Unterkiefer

Fast alle Unterkiefer liegen als mehr oder weniger lange Corupusbruchstücke vor. Das For. mentale liegt ausnahmslos unter der Mitte des M_1 in der oberen Hälfte des Corpus mandibulae. Bei einigen einseitig in Sediment eingebetteten Stücken ist der Ramus ascendens ganz oder teilweise erhalten. Er zeigt buccal die rostral tiefe, nach nuchal flacher werdende Fossa masseterica. Die Insertionsstelle für den M. pterygoideus ist nicht eingetieft, die Linea mylohyoidea nur als kurze Kante in der Mitte zwischen dem Distalende des M_3 und dem in der hinteren Hälfte des aufsteigenden Astes liegenden For. mandibulae erkennbar. Der Proc. coronoideus ist gerundet. Der Proc. articularis liegt über dem Niveau der Zahnreihe und reicht ebenso weit nach nuchal wie der Proc. angularis.

Bei zehn Exemplaren von Ulm-Westt. beträgt das Längenverhältnis zwischen M_2 und M_2 ($M_2 \times 100/M_1$) zwischen 86,1 und 97,5 ($m=92,4 \pm 2,73$; $s=3,825$; $V=4,14$). Die Variabilität liegt damit im üblichen Bereich. Ein Unterkiefer mit P_1-M_2 in situ (SMNS 44519) fällt durch abweichende Größenbeziehungen der Zähne auf. P_4 und

M_1 dieses Kiefers gehören zu den größten innerhalb der Gesamtpopulation, P_1 und P_2 stellen mit Abstand die metrischen Minima. P_3 und M_2 liegen ebenfalls nahe dem Minimalwert der jeweiligen Zahnposition. Das Längenverhältnis zwischen den beiden Molaren beträgt hier auch nur 81,6%. Trotz dieser auffälligen metrischen Beziehungen sehe ich keinen Grund, dieses Stück von der *paradoxus*-Population zu trennen.

Von den beiden Altfunden aus Haslach fällt SMNS 44786 dadurch auf, daß der M_2 größer als der M_1 ist (Längenverhältnis 105,8%). Diese Größenbeziehung ist für den stratigraphisch jüngeren *Plesiodimylus* kennzeichnend, der aber einen von *Dimylus* morphologisch stark abweichenden M_1 hat. Beim anderen Exemplar aus Haslach beträgt das Längenverhältnis der beiden M inf. 97,3%.

Mandibularzähne

I inf. – Die Anzahl der I inf. von *D. paradoxus* ist bislang unbekannt. Ein Unterkiefer (SMNS 44755) mit verdrücktem Incisivteil zeigt vor der starken Wurzel des C inf. einen kleinen, dislozierten, einwurzeligen Incisivus mit labial gewölbter Krone und lingual in der Sagittalebene liegender, planer Kaufläche. Insgesamt ist Platz für zwei I inf., wenngleich dies nicht durch Alveolen definitiv belegt werden kann. Wahrscheinlich war der vordere Incisivus (?I_2) größer als der in situ vorhandene I_3. Unter den isolierten Zähnen finden sich 97, die diesem I_3 sehr ähnlich sind. Sie variieren nur in der Größe sehr stark, da sie die verschiedenen I inf. und I sup. beinhalten und wahrscheinlich auch einige von *Pseudocordylodon.* Lediglich sehr große wurden als zu *Chainodus* gehörig abgesondert.

C inf. – Die mandibularen Canini (früher I_3) der verschiedenen Dimyliden unterscheiden sich nur metrisch und im Grad der Amblyodontie. Es wurden hier die kleinsten zusammengefaßt. Die Zuordnung dieser C inf. zu *D. paradoxus* ist sicher richtig, da eine größere Lücke zu den deutlich größeren Exemplaren von *Pseudocordylodon* und *Chainodus* besteht. Der Caninus hat eine starke Wurzel und ist mit ca. 45° schräg nach vorne eingepflanzt, so daß er den vor ihm liegenden Incisivus deutlich überlappt hat. Er wird seinerseits distal vom P_1 überlagert. Die Krone entsendet einen mesialen Grat zur Basis. Das starke Schlußcingulum begleitet ein Stück die Flanken und verliert sich nach mesial vor allem labial rasch.

P_1. – Der P_1 hat eine zarte Vorder- und eine starke Hinterwurzel, beide weisen stark nach hinten. Die in der vorderen Hälfte der Krone liegende Spitze entsendet je einen mesialen und einen distalen Grat zur Kronenbasis. Der distale endet vor Erreichen des Schlußcingulums, manchmal in einem akzessorischen Spitzchen. Ein breites Cingulum umgibt den Zahn, das lediglich an der mesiolabialen Seite fehlt. Der P_1 ist flacher als der P_4. Die statistischen Parameter bezeugen eine homogene Population. Die beiden „Ausreißer“ (SMNS 44519 1,37×0,96; SMNS 44753 1,40×0,88) stammen aus Unterkiefern, deren andere Zähne zu den größten bzw. zu den mittelgroßen gehören. Die P_1 können unter Umständen mit den D_4 verwechselt werden. Erläuterungen siehe dort.

P_2 und P_3. – Diese beiden Prämolaren sind in einem Unterkiefer (SMNS 44519) in situ vorhanden. Sie gehören wie der P_1 und M_2 aus dem gleichen Kiefer zu den kleinsten Zähnen. Beide P inf. haben eine starke Wurzel in der hinteren Zahnhälfte, sind senkrecht eingepflanzt und überlappen ihren jeweiligen Vorgänger. Die Krone ist von occlusal rundlich, mehr breit als lang. Das breite umlaufende Cingulum verliert sich mesial. Der P_3 ist größer als der P_2. Isoliert sind beide aber nicht unterscheidbar. Die hier zugeordneten P_2 und P_3 gehören sicher alle zu *D. paradoxus.* Jene von *Pseudocordylodon* und *Chainodus* sind deutlich größer.

P_4. – Der P_4 hat zwei starke, nahezu senkrechte Wurzeln. Er verdeckt nur das Schlußcingulum des P_3 und reicht distal ein Stück unter das Trigonid des M_1. Die leicht nach lingual geneigte Spitze des P_4 liegt in dessen vorderer Hälfte. Die Innenkante ist gerade, die äußere labial-konvex. Ein starkes Cingulum umgibt die Kronenbasis. Der P_4 zeigt eine gewisse Variabilität im Kronenumriß und in der Länge des Talonids. Es gibt alle Übergänge zwischen rundlich-ovalen P_4 ohne erkennbares Talonid, ähnlich *Dimyloides,* und längsovalen mit relativ langem Talonid, ähnlich wie bei *Pseudocordylodon vireti.* Die verschiedenen morphologischen Varianten sind nicht größenkorreliert und sie repräsentieren mit Sicherheit eine homogene Population. Die statistischen Parameter bezeugen die metrische Homogenität. Eines der drei größten Exemplare ist aus dem Unterkiefer (SMNS 44519), dessen P_1 bis P_3 jeweils die kleinsten Werte aufweisen. Die *Pseudocordylodon* zugeordneten P_4 aus Ulm-Westt. sind deutlich größer. Verwechslungen mit *Chainodus* n. g. sind ohnehin nicht möglich.

M_1. – Die M_1 haben ein starkes Cingulum, das vom Paraconid über die Labialseite bis zum Hypoconulid reicht. Das Entoconid ist längsconisch, das tiefe Paraconid durch eine Kerbe vom Paralophid getrennt. Der typische M_1 ist schlank. Es gibt Übergänge zu mehr amblyodonten Varianten mit etwas stärker aufgeblähtem Hypoconid. Diese Varianten sind aber metrisch nicht faßbar. Die statistischen Parameter und das Diagramm (Abb. 4) bezeugen eine homogene Population. Die beiden M_1 von *Pseudocordylodon* sind, bedingt durch das stärker aufgeblähte Hypoconid, deutlich breiter.

M_2. – Daß die M_2 eine homogene Population repräsentieren, ist nicht ganz so sicher wie bei den anderen Zahnpositionen. Außer bei den M2 inf. et sup. sind die *Chainodus*-Zähne deutlich größer als jene von *D. paradoxus.* Die *Chainodus*-M_2 sind jedoch absolut kleiner und haben ein stärker reduziertes Talonid. Die sehr kleinen mit reduziertem Talonid wurden als *Chainodus*-Zähne abgesondert. Die sehr großen „Ausreißer“ haben kein reduziertes Talonid und wurden als *Pseudocordylodon*-M_2 bestimmt. Metrisch repräsentieren die übrigen M_2 eine homogene Population. Die kleineren haben kein reduziertes Talonid. Es ist unwahrscheinlich, daß *Chainodus*-Zähne übersehen wurden. Nicht sicher auszuschließen ist, daß unter den großen M_2 noch solche von *Pseudocordylodon* stecken.

Oberkiefer

Ein stark verdrücktes Gesichtsschädelbruchstück (SMNS 44518) gibt Gewißheit über die maxillare Zahnformel und die Lage der Foramina. Das große For. infraorbitale öffnet sich rostral über der Mitte des P^4. Dessen Hinterrand liegt über dem Paraconus des M^1. Unmittelbar über dem For. infraorbitale, nur durch eine kurze Knochenspange von diesem getrennt, ist das For. lacrimale. Die Alveolen aller Zähne sind vorhanden. Von den drei I sup.-Alveolen ist die des I^1 am größten, darauf folgen zwei gleich große kleinere für I^2 und I^3. Der C sup. und die P^1-P^3 sind zweiwurzelig und alle, wenn auch oberflächlich stark korrodiert, vorhanden. Der C sup. ist größer als die drei Prämolaren. Der P^2 ist etwas kleiner als die ± gleich großen P^1 und P^3. Isoliert sind sie nicht unterscheidbar.

Maxillarzähne

I sup. – Sie müssen unter den zahlreichen Incisivi zu finden sein. Da sie nicht in situ belegt sind, lassen sich I inf. und I sup. nicht trennen.

C sup. – Der zweiwurzelige C sup. hat ein umlaufendes Cingulum. Die ± zentral liegende Spitze entsendet einen distalen Grat.

P^1-P^3. – Bei diesen zweiwurzeligen Prämolaren beschränkt sich das Cingulum auf die distale Zahnhälfte. Sie sind weder morphologisch noch metrisch zu trennen. Möglicherweise befinden sich unter den wurzellosen Keimen auch einige D^2 und D^3.

P^4. – Der dreiwurzelige P^4 hat ein umlaufendes Cingulum. Lingual von der Hauptspitze, etwas hinter der Mitte, ist der unterschiedlich starke Innenhügel ausgebildet. Der von der Hauptspitze ziehende distale Grat mündet in das Cingulum. Mesial kann das Cingulum etwas verlängert sein. Drei P^4 (die zwei des Gesichtsschädels SMNS 44518, ein isolierter SMNS 44764 P2) fallen durch die starke, simsartige Verlängerung des Mesialcingulums morphometrisch aus der Reihe. Diese Stücke wurden bei der Berechnung der statistischen Parameter nicht berücksichtigt. Im Diagramm (Abb. 4) ist zu erkennen, daß sie, bedingt durch das „Parastyl“ verlängert sind. In der Breite passen sie zu den anderen. Für *Chainodus* und *Pseudocordylodon* sind diese Exemplare viel zu klein. Trotz dieser Abweichungen halte ich diese Zähne für Angehörige der *paradoxus*-Population. Die anderen Zähne des Schädelbruchstückes sind morphometrisch unauffällig. Die drei P^4 mit „Parastyl“ stellen möglicherweise evoluierte Varianten dar, die beim stratigraphisch jüngeren *Plesiodimylus* die Norm sind.

M^1. – Das Parastyl ist deutlich niedriger als der Paraconus. Mesostyl und Metaconulus sind tief gespalten. Die aufeinander zulaufenden Parastyl- und Protoconusarme sind stets durch eine Kerbe getrennt. Der Protoconus-Hinterarm kann ungefähr in der Zahnmitte blind oder in einem Höckerchen enden oder sich mit dem Vorderarm des Metaconulus vereinigen. Das Schlußcingulum ist distal-konvex gebogen. Die Population ist metrisch homogen. Verwechslungsmöglichkeiten mit anderen Taxa sind morphologisch sicher auszuschließen.

M^2. – Die beiden starken Mesostylhöcker sind durch eine tiefe Kerbe getrennt. Metaconus und hinterer Innenhügel sind ± gleich groß und ebenfalls deutlich getrennt. Das Mesialcingulum ist auf die Labialhälfte beschränkt. Die Maße bezeugen eine homogene Population. Die M^2 von *Chainodus* sind morphologisch problemlos auszusondern. *Pseudocordylodon* kann nicht definitiv ausgeschlossen werden.

Milchzähne

Schlosser (1887: 108) postulierte meines Wissens als erster die Existenz eines funktionierenden Milchgebisses für die Dimyliden. Erst Müller (1967: 52) lieferte eine Beschreibung zweier D^4 von *Plesiodimylus chantrei* aus La Grive. Die bislang ausführlichste Dokumentation von Dimyliden-Milchzähnen mit instruktiven Abbildungen verdanken wir Engesser (1976: 797 ff., Taf. 1–3).

Die Fauna von Ulm-Westtangente, die mit weit über 1000 Zähnen die reichste Dimylidenpopulation erbrachte, berechtigt zu der Erwartung, daß sich darunter auch Milchzähne befinden. Das Vorliegen vieler Zahnkeime von Prämolaren, die gerade im Durchbruch waren und gleichzeitig mit den Decidui im Kiefer gewesen sein müssen, begründet diese Erwartung. Milchzähne in situ gibt es unter den Funden allerdings nicht. Die *Dimylus* zuzuordnenden Milchzähne sind schon aufgrund augenscheinlicher Größenunterschiede leicht von den *Chainodus*-Decidui abzusondern. Schwieriger ist es, die Milchzähne des nur etwas größeren *Pseudocordylodon* cf. *vireti,* der in Ulm-Westtangente ebenfalls spärlich nachgewiesen ist,

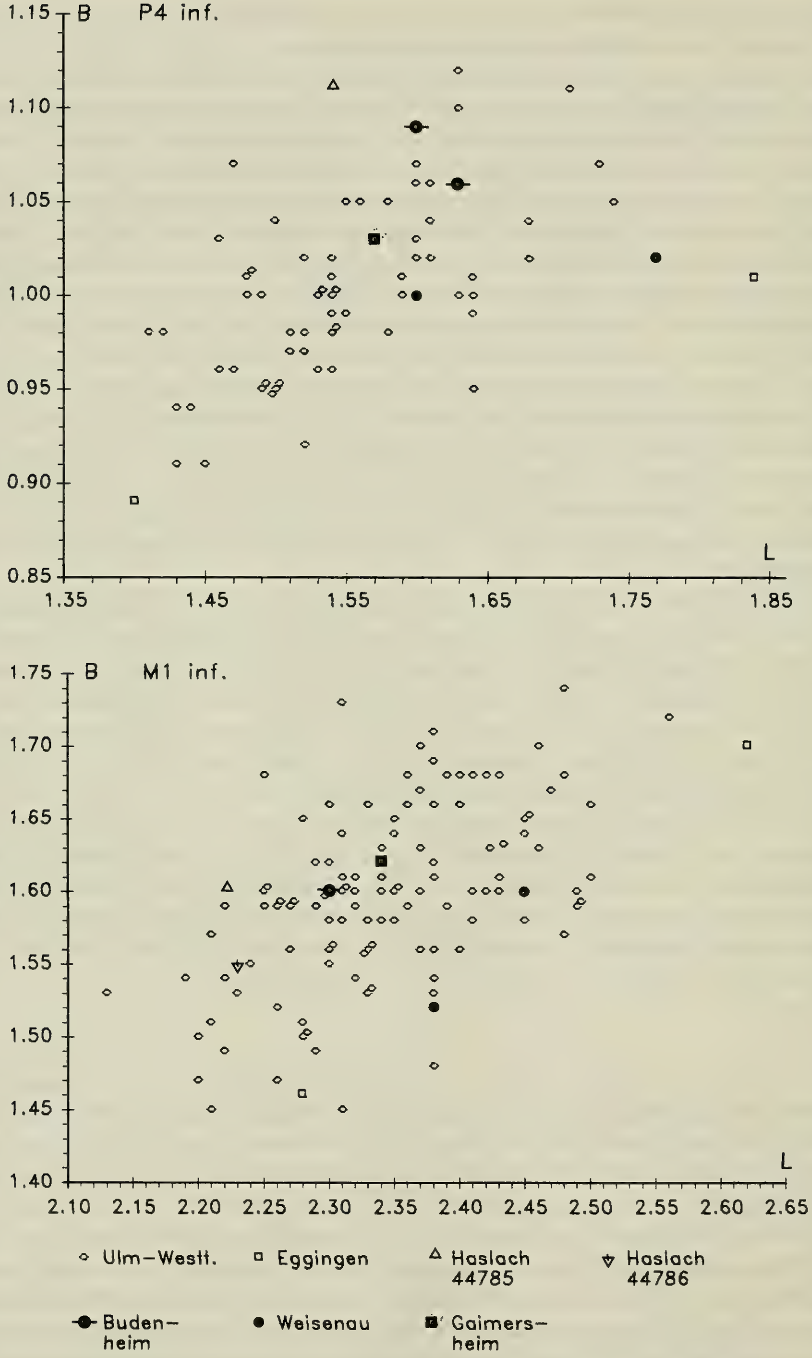


Abb. 4a. Längen-Breiten-Diagramme für die P_4 und M_1 von *Dimylus paradoxus.*

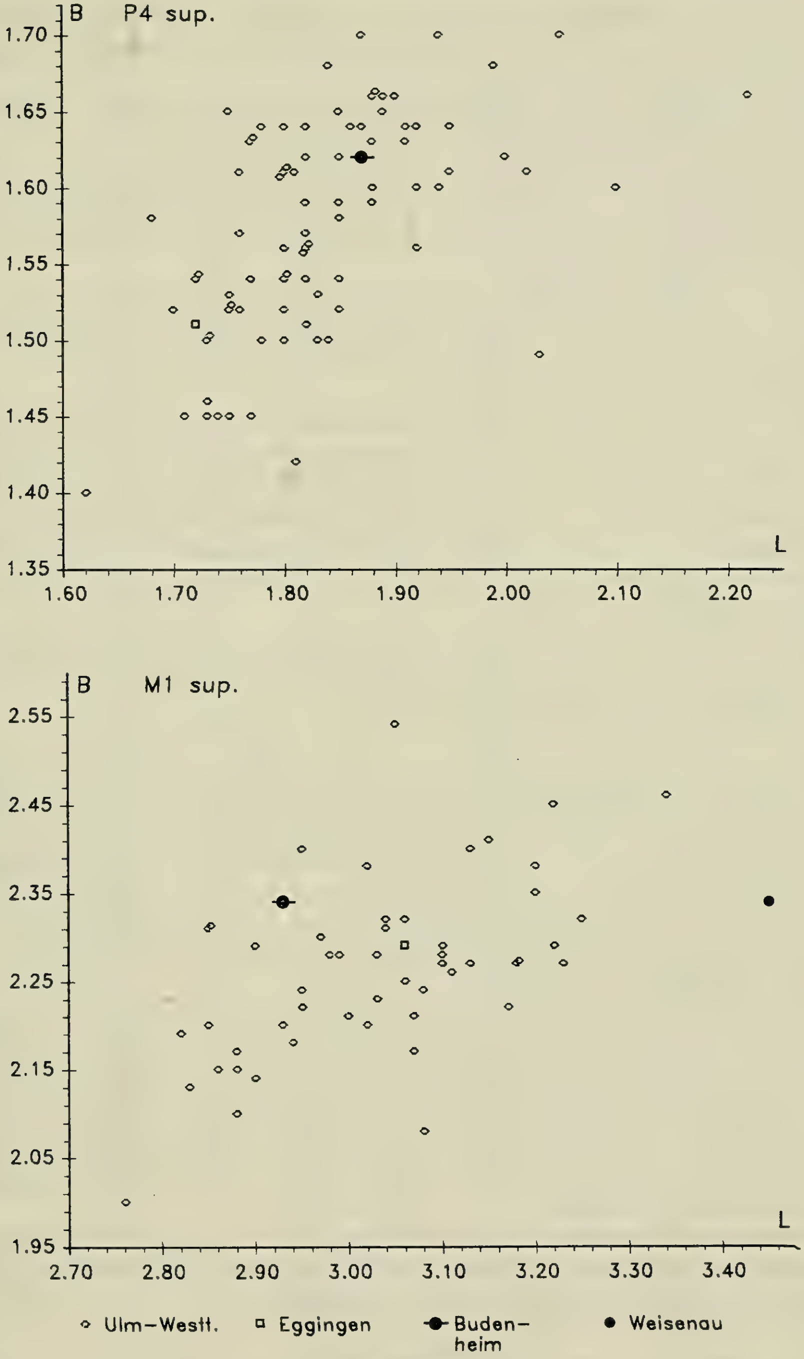


Abb. 4b. Längen-Breiten-Diagramme für die P^4 und M^1 von *Dimylus paradoxus.*

quantitativ zu identifizieren. Da aber *D. paradoxus* mit über 90% Anteil an der Dimylidenfauna der dominierende Dimylide ist, dürften die meisten vorliegenden Milchzähne dieser Art zugehören.

Bei *Pseudocordylodon rigassii* von Messen sind die Milchzähne durchwegs deutlich größer als die nachfolgenden Prämolaren (ENGESSER 1976: 805).

Im Folgenden soll versucht werden, die verschiedenen Milchzähne den entsprechenden Zahnpositionen zuzuordnen. Es muß betont werden, daß die Zuordnung lediglich eine Interpretation sein kann, die durch spätere in situ-Funde zu bekräftigen oder zu korrigieren ist.

D sup. – D^4 sind im vorliegenden Fundgut mit Sicherheit nicht vorhanden. Sie müßten wie bei *Pseudocordylodon rigassii* und *Plesiodimylus chantrei* eine gerundet dreieckige Kontur haben (siehe ENGESSER 1976, Taf. 1, Fig. 1; Taf. 2, Fig. 1), und wären deshalb leicht zu identifizieren.

Für D^2 und/oder D^3 halte ich fünf zweiwurzelige Zähne (SMNS 44775 A5–7, B5–6), die in der Länge ihren Nachfolgern ± entsprechen, aber etwas schlanker sind. Die Wurzeln sind zwar nicht erhalten, weil sie offenbar sehr zart waren, aber die Bruchstellen geben zu erkennen, daß zwei vorhanden waren. Von den P^2 und P^3 unterscheiden sie sich durch das an den Flanken hochgezogene Cingulum und den dünneren Schmelz. Von der Spitze fällt ein zarter Grat nach mesiolingual und ein stärkerer nach distal ab.

Daß sich unter diesen Milchzähnen auch D^1 befinden, ist unwahrscheinlich. Oft wird der D^1 zwar angelegt, z. B. bei manchen Erinaceiden, bricht aber nicht durch. Der P^1 funktioniert gleichzeitig mit den D sup.

D inf. – Sicher zu identifizieren sind vier D_4 (SMNS 44775 A1–3, B1), die abweichend von *Pseudocordylodon rigassii* nicht größer als die P_4 sind. Auf den ersten Blick sind sie eventuell mit P_1-Keimen zu verwechseln. Die Zahnkrone ist flach und nicht amblyodont. Der zweiwurzelige D_4 hat ein breites, umlaufendes, an den Flanken hochgezogenes Cingulum, das mesial fehlen kann. Das Schlußcingulum kann in einem distalen, akzessorischen Höckerchen enden. Von der Hauptspitze ziehen je ein mesialer, lingualer und distaler Grat zur Kronenbasis. Abweichend vom D_4 von *Pseudocordylodon rigassii* und *Plesiodimylus chantrei* ist die Rückseite nicht konkav eingezogen, sondern gerundet.

Als D_2 und D_3 wurden elf Zähne (SMNS 44775 E1–7, F1–4) mit einer schräg nach hinten weisenden Wurzel aussortiert. Sie sind, anders als die D_4, wesentlich länger und deutlich schlanker als ihre Nachfolger und wie diese untereinander nicht zu unterscheiden. Die Spitze liegt im mesialen Drittel der Krone, ist labial nach außen gewölbt und entsendet einen langen distalen Grat zur Basis sowie einen kurzen lingualen, der sich rasch verliert. Das starke Cingulum ist auf die distolinguale Zahnhälfte beschränkt.

Es bleiben noch 21 einwurzelige Milchzähne übrig, die ich nicht zuordnen kann. Möglicherweise befinden sich darunter die Milchincisiven. Die Bestimmung dieser Milchzähne ist aber ohne in situ-Funde nicht möglich.

Diskussion

H. v. MEYER (1846), der Erstbeschreiber von *Dimylus paradoxus*, hat, wie zu dieser Zeit üblich, weder einen Typus festgelegt noch Abbildungen gebracht. MÜLLER (1967: 25) wählte aus dem Originalmaterial von Weisenau einen rechten Unterkiefer mit P_4-M_2 als Lectotypus und beschrieb das damals verfügbare Material.

Tab. 6. *Dimylus paradoxus,* statistische Werte der Zähne im Vergleich.

Lokalität		n	R	m	s	V
Ulm-Westt.	LCinf.	47	1,10–1,32	1,20±0,015	0,0536	4,45
	BCinf.	47	0,74–0,99	0,84±0,013	0,0429	5,11
Eggingen	LCinf.	1		1,08		
	BCinf.	1		0,79		
Ulm-Westt.	LP$_1$	82	1,37–1,75	1,60±0,016	0,0715	4,47
	BP$_1$	91	0,88–1,12	1,03±0,009	0,0435	4,23
Ulm-Westt.	LP$_4$	70	1,41–1,74	1,55±0,018	0,0759	4,89
	BP$_4$	69	0,91–1,12	1,00±0,011	0,0452	4,51
Eggingen	LP$_4$	2	1,40–1,80	1,52		
	BP$_4$	2	0,89–1,01	0,95		
Haslach	LP$_4$	1		1,54		
44785	BP$_4$	1		1,11		
Weisenau	LP$_4$	2	1,60–1,77	1,69		
	BP$_4$	2	1,00–1,02	1,01		
Budenheim	LP$_4$	2	1,60–1,63	1,62		
	BP$_4$	2	1,06–1,09	1,08		
Gaimersh.	LP$_4$	1		1,57		
	BP$_4$	1		1,03		
Ulm-Westt.	LM$_1$	121	2,13–2,56	2,35±0,015	0,0826	3,52
	BM$_1$	129	1,45–1,74	1,60±0,011	0,0621	3,89
Eggingen	LM$_1$	2	2,28–2,62	2,45		
	BM$_1$	2	1,46–1,70	1,58		
Haslach	LM$_1$	1		2,22		
44785	BM$_1$	1		1,60		
Haslach	LM$_1$	1		2,23		
44786	BM$_1$	1		1,55		
Weisenau	LM$_1$	2	2,38–2,45	2,42		
	BM$_1$	2	1,52–1,60	1,56		
Budenheim	LM$_1$	1		2,30		
	BM$_1$	1		1,60		
Gaimersh.	LM$_1$	1		2,34		
	BM$_1$	1		1,62		
Ulm-Westt.	LM$_2$	145	2,04–2,40	2,25±0,012	0,0751	3,34
	BM$_2$	140	1,12–1,35	1,23±0,008	0,0473	3,83
Eggingen	LM$_2$	2	2,14–2,18	2,16		
	BM$_2$	1		1,16		
Haslach	LM$_2$	1		2,16		
4785	BM$_2$	1		1,36		
Haslach	LM$_2$	1		2,36		
44786	BM$_2$	1		1,35		
Weisenau	LM$_2$	4	2,05–2,32	2,15		
	BM$_2$	5	1,15–1,25	1,20		
Budenheim	LM$_2$	1		2,10		
	BM$_2$	1		1,24		
Ulm-Westt.	LCsup.	88	1,23–1,60	1,41±0,016	0,0747	5,35
	BCsup.	88	0,60–0,86	0,77±0,010	0,0453	5,91
Ulm-Westt.	LP^4	96	1,62–2,05	1,82±0,017	0,0809	4,44
	BP^4	93	1,40–1,70	1,57±0,015	0,0715	4,54
Eggingen	LP^4	1		1,72		
	BP^4	1		1,51		
Budenheim	LP^4	1		1,87		
	BP^4	1		1,62		

Lokalität		n	R	m	s	V
Ulm-Westt.	LM^1	53	2,76–3,34	3,04±0,036	0,1292	4,26
	BvM^1	95	1,77–2,24	2,00±0,021	0,1002	5,01
	BhM^1	86	2,08–2,58	2,26±0,023	0,1047	4,63
Eggingen	LM^1	1		3,06		
	BvM^1	1		1,98		
	BhM^1	1		2,29		
Weisenau	LM^1	1		3,45		
	BvM^1	1		2,34		
	BhM^1	1		2,35		
Budenheim	LM^1	1		2,93		
	BvM^1	1		2,07		
	BhM^1	1		2,34		
Ulm-Westt.	LM^2	74	1,42–1,72	1,57±0,015	0,0649	4,13
	BM^2	52	2.02–2.49	2,24±0,029	0,1062	4,74
Eggingen	LM^2	1		1,62		
Ulm-Westt.	$LD_{2,3}$	11	1,00–1,19	1,11±0,046	0,0690	6,22
	$BD_{2,3}$	11	0,56–0,69	0,64±0,026	0,0391	6,06
Ulm-Westt.	LD_4	4	1,50–1,58	1,54		
	BD_4	4	0,99–1,02	1,01		
Ulm-Westt.	$LD^{2,3}$	4	1,09–1,18	1,14		
	$BD^{2,3}$	4	0,57–0,66	0,61		

Halach 44785	*Dimylus paradoxus*
Haslach 44786	*Dimylus* sp.

Storch (1988) listet die am SMF vorhandenen Exemplare von *Dimylus paradoxus* der Lokalitäten Weisenau, Budenheim und Budenheim oder Heßler auf.

Die von Müller beschriebenen Altfunde von Weisenau, Budenheim, Eggingen (= Eckingen) und Gaimersheim zeigen keinerlei morphologische Abweichungen zu den Neufunden von Ulm-Westtangente. Sie liegen auch zum großen Teil in deren metrischer Variationsbreite. Lediglich einige auffällige Stücke seien hier erwähnt. Ein Unterkiefer mit C und P_3-M_2 (BSP 1881 IX 8) aus Eggingen liefert bei allen Zahnpositionen die kleinsten Werte, ein anderer mit P_4-M_2 (BSP 1881 IX 520) zählt zu den größten Exemplaren. Insbesondere am P_4 fällt das lange Talonid auf. Der P_4 und der M_1 des Lectotypus aus Weisenau (SMF M 1782 c) liegen ungefähr in der Mitte der Variationsbreite der Funde von Ulm-Westtangente, der M_2 gehört aber zu den kleinsten. Der M^1 aus der Population von Weisenau ist mit Abstand der größte.

Die beiden Zähne aus Gaimersheim sind der älteste und meines Wissens einzige Nachweis von *Dimylus paradoxus* aus dem Oligozän. An der Zugehörigkeit dieser Stücke zu *D. paradoxus* besteht kein Zweifel.

Die fünf Zähne aus Ulm-Westtangente, die unmittelbar aus dem Hangenden der eigentlichen Fundlage stammen, unterscheiden sich nicht von den übrigen.

Die beiden Altfunde aus Haslach wurden bisher in der Literatur noch nicht erwähnt. SMNS 44785 paßt morphometrisch gut zu den übrigen Funden. Nur die große Breite des M_2 fällt auf. SMNS 44786 liegt morphologisch durchaus in der Variationsbreite von *Dimylus paradoxus.* Abweichend von dieser Art ist hier aber der M_2 größer als der M_1, eine Größenbeziehung, die den späteren *Plesiodimylus* kennzeichnet. Ob die beiden Haslacher Stücke einer Population angehören, die insgesamt evoluierter ist als jene von Ulm-Westt., oder ob die beiden Exemplare zwei

Arten repräsentieren, läßt sich nicht entscheiden. SMNS 44786 gehört auf jeden Fall zur Gattung *Dimylus* und wird als *Dimylus* sp. bestimmt.

Gattung *Cordylodon* H. v. Meyer 1859

Cordylodon haslachensis H. v. Meyer 1859

Taf. 7, Fig. 12; Abb. 5

v 1859 *Cordylodon Haslachensis.* – H. v. Meyer, N. Jb. Mineral. etc., S. 174.
v 1870 *Cordylodon.* – Fraas, O., Steinheim, S. 7.
v 1887 „*Cordylodon haslachensis*" H. v. Mey. (*Dimylus* ?). – Schlosser, M., Die Affen, Lemuren etc., S. 100, Taf. 4, Fig. 50.
v non 1887 *Cordylodon haslachensis* H. v. Meyer. – Schlosser, M., Die Affen, Lemuren etc., S. 108, Taf. 4, Fig. 31, 37, 44, 45, 49, 52, 53.
v non 1913 *Cordylodon haslachensis* H. v. Meyer. – Wegner, R., Oppeln, S. 221 f., Taf. 11, Fig. 5–7.
v non 1944 *Cordylodon haslachensis* H. v. Meyer. – Hürzeler, J., Dimylidae, S. 16 ff., S. 43 f, Fig. 17–19.
v non 1967 *Cordylodon haslachensis* H. v. Meyer. – Müller, A., Dimylidae, S. 53–58, Tab. 25–28, Abb. 13–14.
v non 1972 *Cordylodon haslachensis.* – Stephan-Hartl, R., Die altmiozäne Säugetierfauna, S. 19 ff., Tab. 2, Abb. 5–7.

Vorbemerkung zum Holotypus von *Cordylodon haslachensis*

(Fakten zur Fundgeschichte teilweise aus Müller 1967: 53–54)

H. v. Meyer beschrieb diese Art anhand eines in Sediment eingebetteten, rechtsseitigen Unterkieferastes mit C inf.-M$_2$ in situ. Er bekam das Stück von dem Ulmer Petrefaktensammler Ferdinand Gutekunst zur Bestimmung. H. v. Meyer pflegte alle Exemplare, die er von Privatsammlern zur Bestimmung bekam, zu beschreiben und zu zeichnen und gab sie dann ihren Eigentümern zurück. In seiner Mitteilung an Prof. Bronn (1859: 174) veröffentlichte H. v. Meyer eine detaillierte Beschreibung von *Cordylodon haslachensis*, aber keine Abbildung. Schlosser gab H. v. Meyer neue Funde aus Eggingen (damals Eckingen) und Haslach zur Bestimmung. Von diesen Exemplaren bestimmte H. v. Meyer nur einen P$_4$ definitiv als zu *Cordylodon haslachensis* gehörig. Die übrigen schickte er unbestimmt zurück. Schlosser (1887, Taf. 4, Fig. 31, 37, 49, 52, 53), der des öfteren auf die Handzeichnungen Meyers zurückgriff, bildete nun diese Stücke von Eggingen, mit Ausnahme des von H. v. Meyer bestimmten P$_4$, unter dem Namen *Cordylodon haslachensis* H. v. Meyer ab. Er (l. c. Taf. 4, Fig. 50) gab auch eine Abbildung des Holotypus aus Haslach wieder. Schlosser war sich offensichtlich der Unterschiede zwischen Typus und den von ihm zugeordneten Funden bewußt, denn im Text zur Fig. 50 auf Tafel 4 steht: „*Cordylodon haslachensis*" (ist wohl doch *Dimylus*). Es bleibt unverständlich, warum Schlosser dem Typus nur den Namen in Anführungszeichen zugestand, die morphologisch abweichenden Stücke aber, die v. Meyer nicht mit dem Holotypus identifizieren konnte, definitiv *Cordylodon haslachensis* nannte. Da der Typus aus Haslach, den Schlosser selbst nie zu Gesicht bekam, verschollen war und die Schlossersche Abbildung unzureichend ist, konnte die Frage, ob Holotypus und zugeordnetes Material artgleich sind oder ob sie verschiedene Taxa repräsentieren, nicht beantwortet werden. Der P$_4$, der von Meyer als *haslachensis*-Zahn identifiziert wurde, ging im Krieg verloren. Seit über 100 Jahren (z. B. Wegner 1913, Hürzeler

1944, MÜLLER 1967, STEPHAN-HARTL 1972) gilt der Name *Cordylodon haslachensis* sensu SCHLOSSER, repräsentiert durch die von ihm dieser Art zugeordneten Stücke aus Haslach und Eggingen.

Im Rahmen von Magazinierungsarbeiten fand man vor kurzem unter den Funden aus der Sammlung GUTEKUNST, die an das SMNS gelangte, den Holotypus von *Cordylodon haslachensis* aus Haslach. Es fehlt lediglich der P_1, an dessen Stelle von unbekannt der C inf. gesetzt wurde. Von einer Korrektur der falschen Montage ist wegen der Fragilität des Stückes abzuraten. Der wieder gefundene Unterkiefer versetzt uns nun in die Lage, das Problem der Identität oder Verschiedenheit von Holotypus und zugeordnetem Material zu klären. Im folgenden soll daher der Holotypus ausführlich charakterisiert werden.

Holotypus: Mit der Basis in Sediment eingebetteter rechter Unterkieferrast mit C inf. und P_3-M_2; Coll. GUTEKUNST, SMNS 3960; Taf. 7, Fig.12.

Maße des Holotypus: C inf. 1,35×1,03 P_3 ca. 0,70×1,00
P_4 2,39×1,63 M_1 ca. 2,80×1,78
M_2 2,36×1,26

Locus typicus: Haslach, ca. 10 km N Ulm (Baden-Württemberg).

Stratum typicum: Unteres Miozän, mittleres Agenium, Ulmensis-Schichten, MN 1/2a (WERNER, in Vorbereitung).

Diagnose. – *Cordylodon*-Art mit folgender mandibularer Zahnformel: ? 1 3 2; P_3 klein, einwurzelig, liegt genau vor dem P_4; P_4 schwach exoedaenodont, mäßig amblyodont, ohne Vorderlappen und Hinterinnenhügel, höher als M inf.; M_1 stark exoedaenodont, mäßig amblyodont, Paraconid lingual; M_2 mit reduziertem Talonid; For. mentale unter Mitte/Vorderwurzel des M_1; Unterkiefersymphyse nicht verwachsen.

Beschreibung des Holotypus

Abweichend von der ursprünglichen Erhaltung, wiedergegeben in SCHLOSSER (1887, Taf. 4, Fig. 50), fehlt der P_1 (früher C inf.), das Entoconid des M_1 und ein Teil der Lingualseite des M_2.

Vom Unterkiefer sind Corpus mandibulae und teilweise der mit ca. 80° nuchad geneigte Ramus ascendens erhalten. Es ist noch zu erkennen, daß eine tiefe Fossa masseterica vorhanden war. Die Fossa pterygoidea ist seicht. Das For. mentale liegt unter dem M_1, etwas vor dessen Mitte. Das Corpus mandibulae verjüngt sich nach rostral. Die nicht verwachsene Unterkiefersymphyse reicht bis unter die Vorderseite des P_4. Lingual, über der Basis des Corpus, reicht ein Sulcus von der distalen Hälfte des P_4 ungefähr bis zur Mitte des M_2. Außer dem P_4 sind alle Zähne stark usiert.

Der C inf. gleicht morphologisch dem anderer Dimyliden-Taxa.

Der P_1 ist nicht mehr vorhanden.

Der einwurzelige, knopfförmige P_3 steht genau vor dem P_4 und wird distal von diesem überlagert. Er muß also nach dem P_4 in Funktion getreten sein. Die Labialseite ist nach außen gewölbt, lingual fällt die Krone plan zur Basis ab. Ein Cingulum fehlt.

Der P_4 hat eine starke, senkrechte Vorderwurzel und eine ebenso kräftige, leicht nach distal geneigte Hinterwurzel. Der stumpfe Haupthöcker liegt in der vorderen Zahnhälfte. Labial ist die Kronenbasis zwischen den Wurzeln hochgezogen. Ein Vorderlappen fehlt. Das schwache Talonid trägt keinen Hinterinnenhügel. Die linguale Kronenbasis wird von einem Cingulum begleitet, das nur mesial etwas stärker ist.

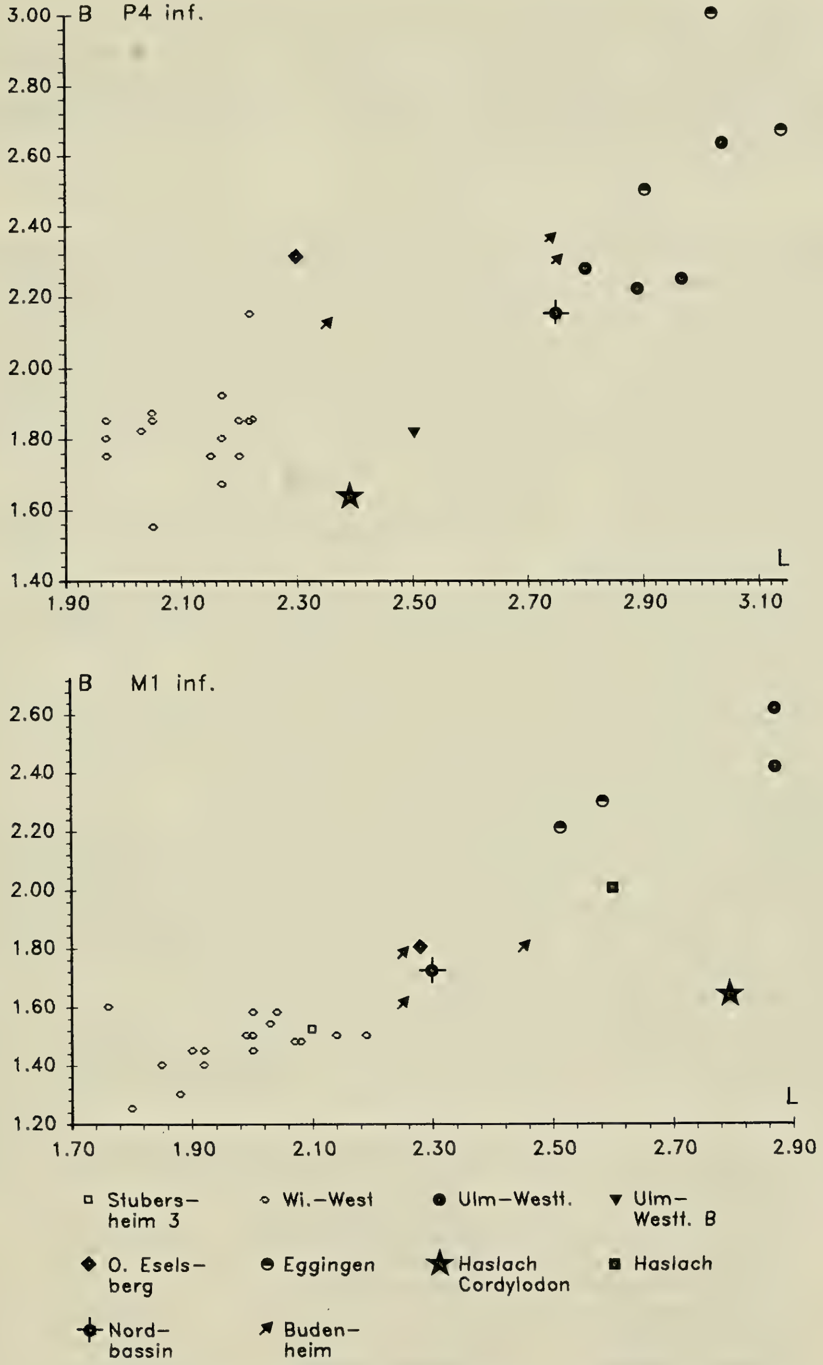


Abb. 5a. Längen-Breiten-Diagramme für die P_4 und M_1 von *Chainodus* (diverse Spezies) und *Cordylodon haslachensis.* Legende siehe Abb. 5b.

Am stark usierten M_1 steht das Paraconid mesial vor dem Metaconid. Proto- und Metaconid sind relativ weitständig. Der wenig amblyodonte Zahn verjüngt sich nur mäßig nach mesial. Ein Cingulum ist nur unter dem Trigonid ausgebildet.

Der M_2 hat ein stark reduziertes Talonid. Das Präcingulid lädt unter dem Paraconid simsartig aus und biegt nach lingual um.

Diskussion

Obige Beschreibung macht deutlich, daß der Typus von *Cordylodon haslachensis* mit *C. haslachensis* sensu Schlosser außer der mandibularen Zahnformel nur wenig gemein hat. Für die Form aus Eggingen (früher Eckingen) sowie für alle Arten, die bisher der Gattung *Cordylodon* angehörten, muß ein neues Genus geschaffen werden. Es bleibt nun zu prüfen, ob die in diesem Jahrhundert zwangsläufig in Unkenntnis des echten *Cordylodon haslachensis* neu beschriebenen Genera noch Bestand haben. Es handelt sich hierbei um die von Hürzeler (1944) geschaffenen Gattungen *Exoedaenodus, Dimyloides* und *Pseudocordylodon.*

Exoedaenodus schaubi Hürzeler hat noch einen M_3, einen nicht reduzierten M_2 und einen Prämolaren mehr im Unterkiefer. Dieses Taxon zeigt keinerlei Affinitäten zu *Cordylodon haslachensis.*

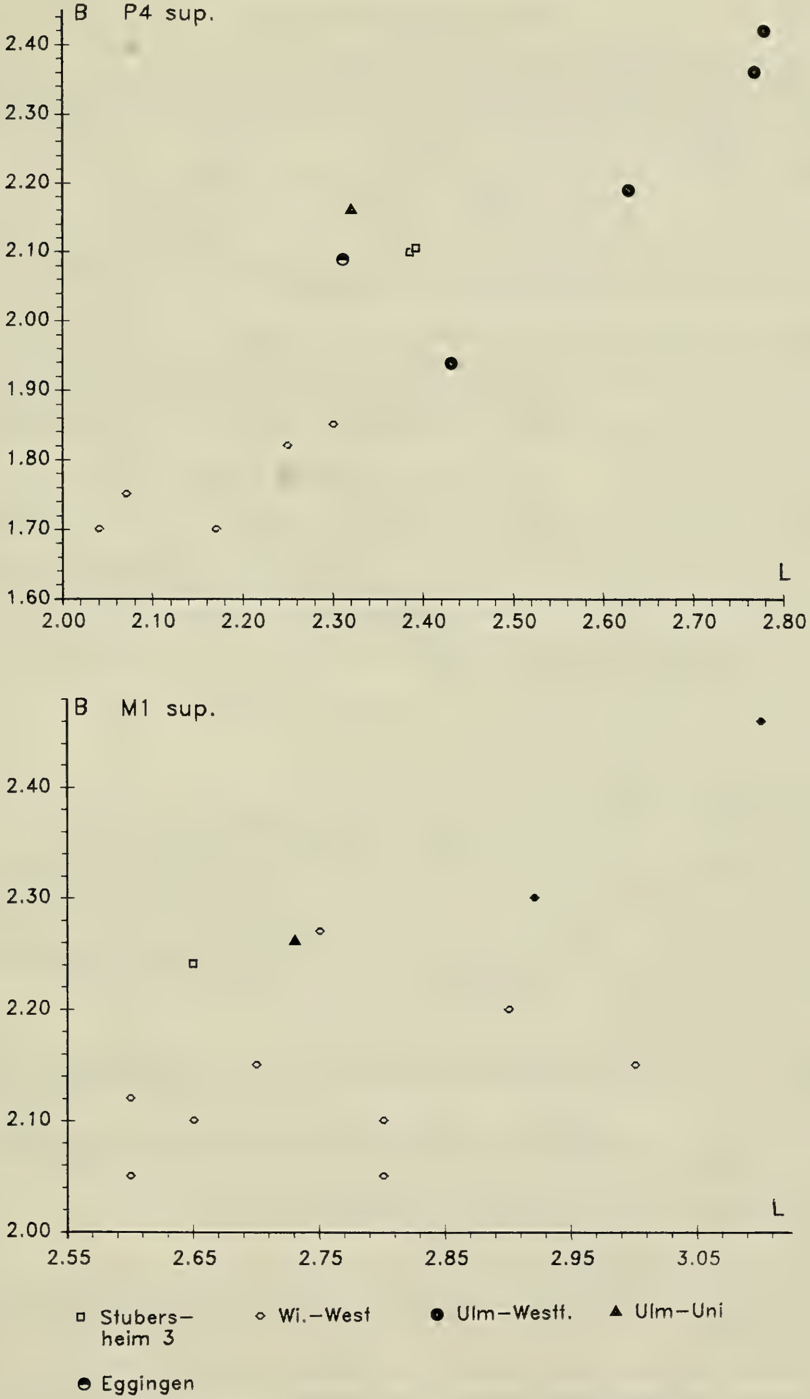
Dimyloides stehlini Hürzeler hat ebenfalls vier P inf., einen weniger reduzierten M_2 und einen M_1 mit mesiad konvergierenden Flanken. Auch hier bestehen keinerlei Verwechslungsmöglichkeiten mit *Cordylodon haslachensis.*

Pseudocordylodon vireti Hürzeler und *Pseudocordylodon rigassii* Engesser gleichen *Cordylodon haslachensis* in der reduzierten mandibularen Zahnformel. Aber auch die beiden *Pseudocordylodon*-Arten haben eine stark abweichende Morphologie der P_4 und M_1 sowie einen weniger reduzierten M_2.

Alle diese Genera sind wohl unterscheidbar von *Cordylodon haslachensis* und es besteht kein Grund, auch nur eines davon mit *Cordylodon* zu synonymisieren. Dessen P_4 gleicht vielmehr einem überdimensionierten P_4 von *Dimylus paradoxus.* Dies macht auch die Bemerkung Schlossers in der Erläuterung zu Fig. 50 auf Tafel 4, „Ist wohl doch Dimylus“, verständlich. Von *Dimylus paradoxus* H. v. Meyer unterscheidet sich *Cordylodon haslachensis* außer in den erheblich größeren Dimensionen in der stärker reduzierten Zahnformel.

Unbefriedigend bleibt, daß die Gattung *Cordylodon* allein durch die Typusart *C. haslachensis* und diese wiederum nur durch den Holotypus aus Haslach repräsentiert wird.

Abb. 5b. Längen-Breiten-Diagramme für die P^4 und M^1 verschiedener *Chainodus*-Arten.
Stubersheim 3: *Chainodus intercedens*
Wintershof-West: *Chainodus intercedens* (Werte aus Müller 1967, Tab. 31–35)
Ulm-Uniklinik: *Chainodus* sp.
Ulm-Westtangente: *Chainodus ulmensis*
Ulm-Westtangente (Brückenpfeiler): *Chainodus* cf. *ulmensis*
Oberer Eselsberg: *Chainodus sulcatus*
Eggingen: *Chainodus eggingensis*
Haslach: *Chainodus eggingensis*
Frankfurt-Nordbassin: *Chainodus sulcatus* (Werte aus Stephan-Hartl 1972, Tab. 1)
Budenheim: *Chainodus sulcatus*


B
P4 sup.
2.40
2.30
2.20
2.10
2.00
1.90
1.80
1.70
1.60
L
2.00
2.10
2.20
2.30
2.40
2.50
2.60
2.70
2.80
B
M1 sup.
2.40
2.30
2.20
2.10
2.00
L
2.55
2.65
2.75
2.85
2.95
3.05
□ Stubers-heim 3
◇ Wi.-West
● Ulm-Westf.
▲ Ulm-Uni
● Eggingen

Gattung *Chainodus* n.g.

Typusart: *Chainodus intercedens (*Müller 1967).

Holotypus der Typusart: Unterkieferfragm. mit P_4-M_2 sin. et P_4 dext. aus Wintershof-West, Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., BSP 1937 II 10336, beschrieben und abgebildet in Müller (1967: 58 ff., Taf. 2, Fig. 9).

Weitere Arten: *Chainodus sulcatus (*Stephan-Hartl 1972)
Chainodus eggingensis n.sp.
Chainodus ulmensis n.sp.

Derivatio nominis: altgriechisch, chainos = aufgedunsen, odous, odontos = der Zahn, wegen der stark aufgedunsenen Zähne, insbesondere des P_4.

Geographische und stratigraphische Verbreitung:
Arten der Gattung *Chainodus* sind überwiegend in süddeutschen Faunen nachgewiesen. Der einzige Beleg außerhalb Deutschlands ist meines Wissens *Chainodus intercedens* aus Rubielos de Mora in Spanien. Die Fundstellen umfassen die Zeit von mittleren Agenium bis zum oberen Orleanium (MN2–MN5).

Gattungsdiagnose. – Dimylide mit folgender Zahnformel: sup. ? 1 3 2; inf. ? 1 3 2. Zähne mäßig bis stark exoedaenodont. P_3 klein, P_4 mit Vorderlappen. M_2 reduziert. Parastyl und Paraconid des M^1 ± gleich stark.

Differentialdiagnosen. – Die monospezifische Gattung *Dimylus* mit der Art *D. paradoxus* v. Meyer 1846 ist das älteste Dimylidentaxon.

Von *Dimylus* unterscheidet sich *Chainodus* durch:
- die größeren Dimensionen der Zähne;
- die stärker amblyodonten und exoedaenodonten Zähne;
- die geringere Anzahl von drei Prämolaren;
- den P_4 mit Vorderlappen;
- den stärker reduzierten M_2;
- den M^1, dessen Parastyl fast so stark ist wie das Paraconid.

Die Gattung *Plesiodimylus* Gaillard beinhaltet die Typusspezies *Pl. chantrei* Gaillard 1897, *Pl. huerzeleri* Müller 1967 und *Pl. crassidens* Engesser 1980.

Von *Plesiodimylus* unterscheidet sich *Chainodus* durch:
- die meist größeren, stets stärker amblyodonten und exoedaenodonten Zähne;
- die geringere Anzahl von Prämolaren;
- den P_4 mit Vorderlappen;
- den stärker reduzierten M_2;
- den M^1, dessen Parastyl die Stärke des Paraconids erreicht und dessen Mesostyl gespalten ist.

Die Gattung *Cordylodon* ist bislang nur durch den Holotypus von *C. haslachensis* v. Meyer 1859 repräsentiert.

Von *Cordylodon* unterscheidet sich *Chainodus* durch:
- die meist stärker amblyodonten Zähne;
- den P_4 mit Vorderlappen.

Vom Genus *Metacordylodon* Schlosser 1911 gibt es nur die Art *M. schlosseri* (Andreae 1904).

Von *Metacordylodon* unterscheidet sich *Chainodus* durch:
- das unter der Mitte des M_1 liegende For. mentale;
- die weniger amblyodonten Zähne;
- das Vorhandensein des P_3;
- die als eigenständige Spitzen ausgebildeten Para-, Meta- und Hypoconid;

– den, wenn vorhanden, schwachen Innenhügel des P^4;
– den M^1, dessen Parastyl die Stärke des Paraconids erreicht.

Dimyloides ist mit der Art *D. stehlini* HÜRZELER 1944 ebenfalls ein monospezifisches Genus.

Von *Dimyloides* unterscheidet sich *Chainodus* durch:
– die meist stärker amblyodonten Zähne;
– die geringere Anzahl von Prämolaren;
– den P_4 mit Vorderlappen;
– den stärker reduzierten M_2;
– den M^1, dessen Parastyl ± so stark wie das Paraconid ist.

Das stratigraphisch älteste Dimylidengenus ist die mit *Exoedaenodus schaubi* HÜRZELER 1944 ebenfalls monospezifische Gattung *Exoedaenodus*.

Von *Exoedaenodus* unterscheidet sich *Chainodus* durch:
– das Fehlen des M_3 und die geringere Anzahl von Prämolaren;
– den viel größeren P_4 mit Vorderlappen;
– den reduzierten M_2.

Die Gattung *Pseudocordylodon* beinhaltet die Typusspezies *Ps. vireti* HÜRZELER 1944 und *Ps. rigassii* ENGESSER 1976.

Von *Pseudocordylodon* unterscheidet sich *Chainodus* durch:
– den stets größeren P_4 mit Vorderlappen;
– den M^1, dessen Parastyl und Paraconid ungefähr gleich stark sind.

Chainodus eggingensis n.g. n.sp.

Taf. 8, Fig. 1; Abb. 5

v 1887 *Cordylodon haslachensis* H. v. MEYER. – SCHLOSSER, M., Die Affen, Lemuren etc., S. 108, Taf. 4, Fig. 31, 37, 44, 45, 49, 52, 53.
v 1913 *Cordylodon haslachensis* H. v. MEYER. – WEGNER, R., Oppeln, S. 221 f., Taf. 11, Fig. 5–7.
v 1967 *Cordylodon haslachensis* H. v. MEYER. – MÜLLER, A., Dimylidae, S. 53–58, Tab. 25–28, Abb. 13–14.
v 1972 *Cordylodon haslachensis*. – STEPHAN-HARTL, R., Die altmiozäne Säugetierfauna, S. 19 ff., Tab. 2, Abb. 5–7.

Holotypus: Unterkieferfragm. sin. mit P_1-Fragm.-M_2
(Orig. SCHLOSSER 1887, Taf. 4, Fig. 31, 37, 49, 53; WEGNER 1913, Taf. 11, Fig. 5; MÜLLER 1967, Abb. 13).
Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., BSP 1881 IX 1, Taf. 8, Fig. 1.
Maße des Holotypus: P_1-×1,76 P_3 0,86×0,91 P_4 2,90×2,50
M_1 keine Maße M_2 2,10×1,20

Locus typicus: Eggingen (frühere Schreibweise Eckingen) bei Ulm (Baden-Württemberg).

Stratum typicum: Unteres Miozän, mittleres bis oberes Agenium, MN 2, Ulmensis-Schichten (WERNER, in Vorbereitung).

Derivatio nominis: latinisiert nach dem Fundort Eggingen.

Material (Maße siehe Tab. 7, Abb. 5):
Haslach: BSP 1881 IX
518 Unterkieferbruchst. sin. mit M_1-M_2
(Orig. WEGNER 1913, Taf. 11, Fig. 6).
Eggingen/Haslach: BSP 1881 IX
519 Unterkieferbruchst. dext. mit P_3-M_2

Eggingen: BSP 1881 IX
517 Unterkieferbruchst. dext. mit P_4-M_1
(Orig. SCHLOSSER 1887, Taf. 4, Fig. 52).
1 Unterkieferbruchst. sin. mit P_1-M_2
(Orig. SCHLOSSER 1887, Taf. 4, Fig. 31, 37, 49, 53; WEGNER 1913, Taf. 11, Fig. 5; MÜLLER 1967, Abb. 13).
516 Oberkieferbruchst. sin. mit I sup., P^2-P^4
(C sup. separat)
(Orig. WEGNER 1913, Taf. 11, Fig. 7; MÜLLER 1967, Abb. 14, nur P^4).

Diagnose. – Bisher größte Art der Gattung *Chainodus.* Zähne stark amblyodont und exoedaenodont. P_3 klein, mesiolingual vom P_4. P_4 mit weit ausladendem Vorderlappen. P^2 mit zwei, P^3 mit einer Wurzel. P^4 ohne mesiales Baselhöckerchen, mit Innenhügel.

Beschreibung des Holotypus

Da MÜLLER (1967: 55–56) eine detaillierte Beschreibung lieferte, sollen hier nur die wesentlichen Merkmale angeführt werden.

Die Unterkiefersymphyse ist offen. Der kleine, einwurzelige P_3 ist lingual zwischen P_1 und P_4 eingequetscht. Der P_4 hat einen zentralen Haupthügel, der mesiolabial ohne Einschnürung in den weit ausladenden Vorderlappen übergeht. Das Schlußcingulum gipfelt lingual in einem Hinterinnenhügel. Am stark usierten M_1 ist die hintere Labialhälfte abgebrochen. Para-, Meta- und Entoconid liegen auf einer Linie. Der relativ kleine M_2 hat ein stark reduziertes Talonid.

Beschreibung der übrigen Reste

Der P_3 liegt auch beim Exemplar aus Eggingen oder Haslach (BSP 1881 IX 519) mesiolingual vom P_4.

Alle drei P_4 haben einen zentralen Haupthügel, einen Hinterinnenhügel und einen markanten Vorderlappen, der bei BSP 1881 IX 517 und 519 durch eine leichte Einschnürung vom Haupthügel abgesetzt ist.

Alle M_1 sind stark usiert und amblyodont. Lingual- und Labialkante laufen weitgehend parallel. Der M_2 aus Haslach gleicht dem des Holotypus.

Die Maxillarbezahnung wird durch ein linksseitiges Oberkieferbruchstück mit I sup., P^2-P^4 und separat aufbewahrtem C sup. aus Eggingen (BSP 1881 IX 516) repräsentiert. Der zweiwurzelige P^2 ist größer als der einwurzelige P^3. Beide Zähne stehen leicht in Kulissenstellung. Der rundliche P^4 hat kein mesiales Basalhöckerchen und nur einen unscheinbaren Innenhügel.

Differentialdiagnosen

Die Unterschiede zwischen den Dimylidengattungen wurden oben dargelegt. Im Folgenden seien die Unterschiede zu den anderen *Chainodus*-Arten aufgezeigt.

Von *Ch. intercedens* unterscheidet sich *Ch. eggingensis* durch:
- erheblich größere Zähne;
- die offene Unterkiefersymphyse;
- die zentrale Lage des Haupthöckers am P_4;
- den stärker amblyodonten M_1 mit dem lingual liegenden Paraconid;
- den einwurzeligen P^3;
- den P^4 ohne mesiales Basalhöckerchen und mit nur sehr schwachem Innenhügel.

Von *Ch. sulcatus* unterscheidet sich *Ch. eggingensis* durch:

- die deutlich größeren Zähne;
- den stärker amblyodonten M_1;
- das stärker reduzierte Talonid des M_2;
- die mesiolinguale Lage des P_3.

Von *Ch. ulmensis* n.sp. unterscheidet sich *Ch. eggingensis* durch:

- die mesiolinguale Lage des P_3;
- den meist größeren P_4 mit dem stärkeren Vorderlappen;
- den etwas kleineren M_1 mit den ± parallelen Seiten;
- den einwurzeligen P^3.

Diskussion siehe S. 54.

Chainodus ulmensis n.g. n.sp.

Taf. 8, Fig. 2–7; Taf. 9, Fig. 1–3; Abb. 5

v 1989 *Cordylodon* n.sp. – HEIZMANN et al., Ulm-Westtangente und Ulm-Uniklinik etc., S. 7.

Holotypus: P_4 dext. auf Unterkieferfragm., 2,80×2,28, Staatl. Museum f. Naturk. Stuttgart, SMNS 44766 D4 (Taf. 8, Fig. 3).

Locus typicus: Ulm-Westtangente am Oberen Eselsberg, einem Stadtteil im NW von Ulm (Baden-Württemberg).

Stratum typicum: Unter-Miozän, mittleres Agenium, Ulmensis-Schichten, MN 2a (HEIZMANN et al. 1989).

Derivatio nominis: nach der Stadt Ulm, in deren Umgebung die Art bislang gefunden wurde.

Geographische und stratigraphische Verbreitung: Bisher ist *Chainodus ulmensis* nur in Ulm-Westtangente nachgewiesen. Die Fundstelle liegt im Nordwesten von Ulm und gehört stratigraphisch in das Unter-Miozän, mittleres Agenium, MN 2a.

Material (Maße siehe Tab. 7, Abb. 5)
Ulm-Westtangente: SMNS
44766 61 Einzelzähne, zum Teil auf kurzen Unterkieferfragmenten.
Ulm-Westtangente (Brücke): SMNS
44781 C inf. dext., P_4 dext. (*Chainodus* cf. *ulmensis*).

Diagnose. – Große *Chainodus*-Art mit folgender mandibularer Zahnformel: ? 1 3 2; P_3 einwurzelig, mesial vom P_4; P_4 mit schwachem Vorderlappen, Hinterinnenhügel und Postcingulid.; M_1 stark amblyodont, mit mesial konvergierenden Seiten und isoliertem, lingualem Paraconid; M_2 klein mit stark reduziertem Talonid. P^3 zweiwurzelig. P^4 ohne mesiales Basalhöckerchen und ohne Innenhügel. M^1 mit tief gespaltenem Metaconulus. Mesostyl am M^1 tief, am M^2 oberflächlich gespalten.

Beschreibung des Holotypus

Der P_4 sitzt auf einem kurzen Unterkieferfragment, das keinerlei Information enthält. Am länglichen P_4, dessen Haupthügel in der vorderen Zahnhälfte liegt, ist ein mäßig nach mesiolabial ragender Vorderlappen ausgebildet. Das kurze, schmale Talonid trägt einen stumpfen Hinterinnenhügel und wird distal von einem breiten, aber schwachen Cingulum begrenzt. Mesial unter dem Haupthügel und lingual vom über den Kieferast ragenden Vorderlappen befindet sich eine Aussparung, die die Rückseite des P_3 aufgenommen hat, der mesial vom P_4 gelegen haben muß.

Beschreibung der übrigen Funde

Unterkiefer. – Es liegen nur einige kurze Bruchstücke vor, die den oralen Teil der tiefen Fossa masseterica zeigen.

Incisivi. – Sie können nicht indentifiziert werden.

C inf. – (n=4, Brücke n=1)

Die unspezifischen mandibularen Canini der Dimyliden unterscheiden sich nur in der Größe. In Ulm-Westt. wurden die größten und robustesten zugeordnet.

P_1. – (n=10)

Der amblyodonte P_1 hat zwei mit ca. 45° nach hinten geneigte Wurzeln, von denen die hintere etwas stärker ist. Die Spitze liegt im mesiolingualen Viertel und ist an frischen Zähnen nach lingual geneigt. Sie entsendet einen kurzen Grat zur mesialen Kronenbasis. Die Krone ist nach labial stark gewölbt, lingual mehr plan. Ein linguales und distales Cingulum kann ausgebildet sein.

P_3. – (n=3)

Der einwurzelige, stark amblyodonte P_3 ist ± senkrecht eingepflanzt und mesiodistal komprimiert. An der lingualen, ebenen Kronenseite ist ein breites, aber schwaches Cingulum ausgebildet. Alle drei P_3 aus Ulm-Westt. liegen isoliert vor. Zwei davon (SMNS 44766 C1, C3) müßten genau vor dem P_4 gelegen haben, wie die zentrale, distale Konkavität zeigt. Ein weiteres Exemplar (SMNS 44766 C2) mit schräger Hinterkante dürfte etwas weiter nach lingual versetzt gewesen sein.

P_4. – (n=5, Brücke n=1)

Zwei P_4 aus Ulm-Westt. gleichen weitgehend dem Holotypus. Unterschiede bestehen in der geringfügig variierenden Stärke des Hinterinnenhügels. Das größte Exemplar (SMNS 44766 D6) hat einen stärker ausladenden Vorderlappen, ein etwas längeres Talonid und die mesiale Aussparung für den P_3 fehlt. In der Stärke des Vorderlappens erreicht dieses Stück die drei von *Ch. eggingensis* aus Eggingen und Haslach. Der P_4 aus Ulm-Westt. (Brücke) ist auffallend klein, bedingt durch den nur sehr schwachen Vorderlappen, besonders schmal. Er hat aber einen sehr starken Hinterinnenhügel.

M_1. – (n=2+4 Fragm.)

Allen M_1 gemein sind die starke Amblyodontie und die mesiad konvergierenden Seiten. Insbesondere das Hypoconid ist ballonartig aufgebläht. Proto- und Metaconid stehen eng beisammen. Das stumpfe Paraconid steht isoliert vor dem Metaconid. Das Labialcingulum verliert sich unter dem Hypoconid.

M_2. – (n=8)

Die M_2 haben ein kräftiges Präcingulid, ein stark reduziertes Talonid und sind vergleichsweise klein.

P^2+P^3. – (1 P^2, 4 P^3)

Der P^2 ist größer als der P^3, beide sind zweiwurzelig. Bei größeren Fundzahlen ist mit geringer Überlappung in der Größe zu rechnen. Der Haupthügel entsendet je einen stumpfen Grat zu mesialen und distalen Basis. Ein schwaches Cingulum kann in der hinteren Zahnhälfte ausgebildet sein.

P^4. – (n=3)

Allen P^4 gemein ist das Fehlen eines Innenhügels und eines mesialen Basalhöckerchens. Das Cingulum ist auf die linguale Zahnhälfte beschränkt. Es kann in der distalen Zahnhälfte und mesial verstärkt sein.

M^1. – (n=3)

Am M^1 liegt das Parastyl mesiolingual vom nur wenig stärkeren Paraconus. Bei Usur verschmelzen beide zu einem breiten Grat. Mesostyl und Metaconulus sind tief gespalten. Das Metastyl ist relativ kurz, die Rückwand nach distal konvex gebogen.

M^2. – (n=5)

Die geraden Lingual- und Mesialseiten stehen senkrecht aufeinander. Das Mesostyl ist oberflächlich gespalten. Zwei Mesostylhöckerchen sind an nur mäßig usierten Zähnen erkennbar. Metaconus und hinterer Innenhügel sind durch eine Kerbe getrennt.

Milchzähne. – (1 D_4, 3 $D^{2,3}$)

Einige Milchzähne unter den zahlreichen Dimylidenfunden von Ulm-Westt. können nur zu *Chainodus ulmensis* gehören. Am D_4 (ca. 2,65×1,58) ist die labiale Hinterecke abgebrochen. Der niederkronige Zahn hat ein mesiolinguales und ein markantes distolinguales Basalhöckerchen). Ein breites, aber schwaches Labialcingulum ist bis zur Bruchstelle zu verfolgen. Vom D_4 von *Pseudocordylodon* cf. *vireti* aus der gleichen Fauna unterscheidet sich vorliegender Zahn durch die größeren Maße und das schwächere Labialcingulum.

Drei Milchzähne ohne jegliche Abkauungsspuren (Maße: 1,59×1,09, 1,72×1,27, 1,76×1,08) halte ich für D^2 und/oder D^3. Die Wurzeln sind abgebrochen, es müssen aber zwei vorhanden gewesen sein. Die zentrale Hauptspitze entsendet je einen Grat zur mesialen und distalen Kronenbasis. Ein zur lingualen Kronenbasis gerichteter Grat ist angedeutet. Das Cingulum ist, wie bei den P^2 und P^3, auf die hintere Zahnhälfte beschränkt. Von ihren Nachfolgern unterscheiden sich diese Milchzähne vor allem in der Größe, insbesondere durch die größere Länge.

Differentialdiagnosen

Bislang gibt es drei *Chainodus*-Arten: *Chainodus sulcatus* (Stephan-Hartl 1972) aus dem Frankfurter Nordbassin und aus Budenheim, *Chainodus intercedens* (Müller 1967) aus Wintershof-West und *Chainodus eggingensis* aus Eggingen und Haslach. Von der erstgenannten Art sind nur Unterkiefer bekannt.

Von *Ch. sulcatus* unterscheidet sich *Ch. ulmensis* durch:

- die größeren Maße der Zähne;
- den stärker amblyodonten M_1;
- das stärker reduzierte Talonid des M_2;
- den im allgemeinen kleineren, weniger ausladenden Vorderlappen des P_4.

Von *Ch. intercedens* unterscheidet sich *Ch. ulmensis* durch:

- deutlich größere Maße der Zähne;
- den im allgemeinen kleineren, weniger ausladenden Vorderlappen des P_4;
- den stärker amblyodonten M_1;
- den P^4 ohne Innenhügel und ohne mesiales Basalhöckerchen;
- das kürzere Metastyl des M^1;
- den M^2 ohne lingual vom Protoconus liegenden Zusatzhügel.

Von *Ch. eggingensis* unterscheidet sich *Ch. ulmensis* durch:

- den meist kleineren P_4 mit dem schwächeren Vorderlappen;
- die in einer Reihe liegenden P inf.;
- die etwas größeren M_1 mit den mesiad konvergierenden Seiten;
- den zweiwurzeligen P^3.

Diskussion

Der wiedergefundene Typus von *Cordylodon haslachensis* hat zwar Klarheit über dessen Morphologie gebracht, aber kein Licht in die Beziehungen zwischen den verschiedenen Dimylidentaxa. Es bleibt unbefriedigend, daß der Holotypus bislang ein Unikat ist, und sehr erstaunlich, daß die beiden einzigen Dimylidenunterkiefer aus Haslach zwei Genera repräsentieren.

Die in den Differentialdiagnosen aufgeführten Unterschiede machen die taxonomische Eigenständigkeit der hier behandelten Arten deutlich. Die Benennung der neuen Gattung *Chainodus* ist notwendig, da zwischen dem *Cordylodon* sensu SCHLOSSER und dem echten *Cordylodon* keinerlei Beziehungen erkennbar sind. *Chainodus* ist ein gut definiertes Genus. Als Typusspezies bietet sich *Chainodus intercedens* an, da diese Art am besten belegt ist. Sie wurde von MÜLLER (1957: 58 ff.) anhand der reichen Funde aus Wintershof-West erstmals beschrieben. Vier Merkmale sind bei allen Arten ausgeprägt: reduzierte Anzahl der Prämolaren, P_4 mit Vorderlappen, reduzierter M_2 und M^1 mit gleich starken Parastyl und Paraconid.

Die Altfunde von Eggingen und die neuen von Ulm-Westtangente repräsentieren zwei verschiedene Arten, deren auffälligster Unterschied die Größe des Vorderlappens ist. In der *ulmensis*-Population von Ulm-Westtangente gibt es einen großen P_4 (SMNS 44766 D4), dessen Vorderlappen die Stärke eines *eggingensis*-P_4 erreicht. Für sich gesehen müßte man dieses Stück als *Chainodus eggingensis* bestimmen. Es gibt mehrere Möglichkeiten dieses Phänomen zu interpretieren:

– In der Fauna von Ulm-Westtangente koexistieren *Chainodus ulmensis* und *Ch. eggingensis,* oder eine Art verdrängt die andere. Dies ist sehr unwahrscheinlich, da in der Fauna von Ulm-Westtangente ohnehin schon drei Dimylidentaxa sicher nachweisbar sind. Daß in einer Fauna die Verdrängung einer Art durch eine andere überliefert wurde (ein Vorgang, der relativ rasch vor sich geht), ist unwahrscheinlich.

– *Ch. eggingensis* ist ein Abkömmling von *Ch. ulmensis,* und besagter P_4 ist ein progressives Element in der *ulmensis*-Population von Ulm-Westt. Dies ist prinzipiell möglich, würde aber voraussetzen, daß die Fauna von Eggingen jünger ist als jene von Ulm-Westt. und daß der Vorderlappen ein Neuerwerb ist. Die an sich stratigraphisch aussagekräftigeren Nager von Eggingen liefern aber keinerlei Hinweise für ein geringeres Alter der Fauna von Eggingen (WERNER, in Vorbereitung). Gegen diese Deutung spricht auch der P_4 mit nur sehr schwachem Vorderlappen, den man in Ulm-Westt. beim Aushub für einen Brückenpfeiler unweit der eigentlichen Fundstelle, aber etwas höher im Profil, fand. Dieses Exemplar ist stratigraphisch etwas jünger und sollte, wenn obige Annahme zuträfe, einen stärkeren Vorderlappen haben. Aufgrund der geringen Größe und des schwachen Vorderlappens müssen die beiden Stücke von Ulm-Westt. (Brücke) ab *Chainodus* cf. *ulmensis* aufgefaßt werden.

– Schon frühere Autoren betonten die auffallende morphometrische Variabilität der Dimylidenzähne, so daß man vereinzelte „Ausreißer“ nicht überbewerten sollte. Die beiden Populationen von Ulm-Westt. und Eggingen sind in sich homogen und repräsentieren zwei verschiedene Arten. Die anderen in der Differentialdiagnose aufgeführten Unterschiede reichen allein schon für eine artliche Trennung beider Populationen aus.

Neue Erkenntnisse über die Beziehungen zwischen den verschiedenen Dimylidentaxa liefern die Neufunde nicht. Phylogenetische Beziehungen sind nur zwischen den Genera *Chainodus* und *Metacordylodon* offensichtlich. *Plesiodimylus,* dessen

Arten einen M^1 mit konfluentem oder fehlendem Mesostyl haben, leitet MÜLLER (1967: 79 f.) von *Dimylus paradoxus* ab, dessen M^1 ein tief gespaltenes Mesostyl hat. Die Beziehungen zwischen *Dimyloides, Pseudocordylodon, Cordylodon* und *Exoedaenodus* untereinander sowie dieser Gattungen zu den oben genannten bleiben unklar. *Exoedaenodus* ist als stratigraphisch bislang ältester Dimylide strukturell als Vorfahre für alle Dimyliden außer *Dimylus–Plesiodimylus* denkbar. Wegen seines relativ amblyodonten und damit spezialisierten M_1 ist er aus der Ahnenschaft von *Dimylus,* der einen schlanken M_1 hat, auszuschließen. Die Beziehung zwischen den *Chainodus*-Arten *eggingensis, sulcatus* und *intercedens,* die sich STEPHAN-HARTL (1972: 22, dort *Cordylodon haslachensis—sulcatus—intercedens*) geradlinig vorstellt, dürfte etwas komplizierter gewesen sein. Bei der Form aus Eggingen ist der P_3 nach lingual versetzt, also stärker reduziert als bei *Ch. sulcatus,* wo alle Praemolaren in Reihe stehen. Bei *Ch. intercedens* ist der P_3, wie bei *Ch. eggingensis,* lingual zwischen P_1 und P_4 eingequetscht. Diese Art hat auch einen einwurzeligen P^3, *Ch. intercedens* dagegen einen zweiwurzeligen. Bei *Ch. sulcatus* ist die Maxillarbezahnung unbekannt. Diese Fakten beruhen meist auf sehr wenigen Funden, oft nur auf Einzelstücken, so daß es wohl besser ist, keine phylogenetischen Zusammenhänge herzustellen. Wahrscheinlich ist die Gattung *Chainodus* polyphyletisch entstanden. Aus einer *Chainodus*-Art ist *Metacordylodon* hervorgegangen.

Von einer Zuordnung der Dimylidentaxa zu bestimmten Subfamilien sehe ich bewußt ab. SCHLOSSER (1887: 103) trug der Sonderstellung der beiden damals bekannten Dimylidengattungen *Dimylus* und *Cordylodon* innerhalb der Insectivoren dadurch Rechnung, daß er sie in einer eigenen Familie, den Dimylidae, zusammenfaßte. WEGNER (1913: 221) wies *Dimylus* und *Plesiodimylus* den Dimylinae GAILLARD zu und schuf für *Cordylodon* (sensu SCHLOSSER = *Chainodus*) und *Metacordylodon* die Cordylodinae. HÜRZELER (1944: 39 f.) räumt nur *Plesiodimylus* aufgrund der Formgebung des M^1 eine Sonderstellung innerhalb der Dimylidae ein und stellt die Plesiodimylinae den Dimylinae gegenüber, die die restlichen Taxa beinhalten. MÜLLER (1967: 84 f.) unterteilt die Dimylidae wie folgt:

Dimylinae	Cordylodontinae
Exoedaenodus	*Cordylodon* (sensu SCHLOSSER = *Chainodus*)
Dimyloides	*Metacordylodon*
Dimylus	?*Pseudocordylodon*
Plesiodimylus	

Die Autorschaft des Subfamiliennamens Dimylinae schreibt er WEGNER (1913) zu, da dieser den Namen als erster explicit gebraucht. MÜLLER (l.c., S. 53) benennt die Cordylodinae WEGNER 1913 in Cordylodontinae WEGNER 1913 um. Unter den Dimylinae faßt er die Taxa mit nicht reduzierter Zahnformel zusammen. Die Cordylodontinae beinhalten die Gattungen mit reduzierter Prämolarenanzahl und mit spezialisiertem P_4 (Vorderlappen). Da der P_4 von *Pseudocordylodon* keinen Vorderlappen hat, ist dessen systematische Position fraglich. Der Name *Cordylodon* (sensu SCHLOSSER) ist durch *Chainodus* zu ersetzen. Der Holotypus von *Cordylodon haslachensis* könnte wie *Pseudocordylodon* auch nur mit Vorbehalt bei den Cordylodontinae untergebracht werden, da er keinen spezialisierten P_4 hat. Beide Genera wären ebenso als frühe Reduktionsstadien innerhalb der Dimylinae denkbar. Räumt man der Amblyodontie einen höheren systematischen Stellenwert ein, wären *Exoedaenodus* und *Dimyloides* besser bei den Cordylodontinae aufgehoben.

Zum gegenwärtigen Zeitpunkt scheint mir eine Unterteilung der Dimylidae in Unterfamilien nicht möglich. Autoren, die sich eingehender mit Dimyliden auseinandersetzten (ENGESSER 1972, 1980; SCHMIDT-KITTLER 1973; SCHÖTZ 1985; ZIEGLER & FAHLBUSCH 1986) haben auf die Angabe von Subfamilien verzichtet.

Chainodus sulcatus (STEPHAN-HARTL 1972)

Taf. 9, Fig. 5, Abb. 5

Material (Maße siehe Tab. 7, Abb. 5)

Oberer Eselsberg: SMNS

10798	Unterkieferfragm. sin. mit P_1-M_2, mit Lingualseite in Sediment eingebettet.

Vergleichsmaterial (Maße siehe Tab. 7, Abb. 5)

Budenheim: *Chainodus sulcatus* (STEPHAN-HARTL 1972)

SMF M 4673	Unterkieferbruchst. dext. mit P_4 (Orig. STEPHAN-HARTL 1972, Taf. 3, Fig. 4).
SMF M 4674	Unterkieferfragm. sin. mit C inf., P_1, P_4-M_2 (Orig. STEPHAN-HARTL 1972, Taf. 3, Fig. 1–3).
SMF M 4675	Unterkieferfrag. dext. mit M_1-M_2 (Orig. STEPHAN-HARTL 1972, Taf.2, Fig. 5).
SMF M 4677	Unterkieferfragm. sin. mit P_4-M_1 (Orig. STEPHAN-HARTL 1972, Taf. 2, Fig. 4).

Heßler: ?*Chainodus* sp.

SMF 1711a–c	3 Unterkieferbruchst. mit M_2 (Alle Exemplare von Budenheim und Heßler sind Belege zu STORCH 1988: 341–342).

Beschreibung

Das Corpus mandibulae mit P_1-M_2 ist mit der Lingualseite in Sediment eingebettet. Da nur eine Kieferhälfte vorhanden ist, kann man davon ausgehen, daß die Symphyse nicht verwachsen war. Vom aufsteigenden Ast ist nur der basale Teil erhalten. Das For. mentale liegt unter der Mitte des M_1.

Der mandelförmige P_1 ist auffallend klein. Das Labialcingulum und die frei liegende labiale Vorderwurzel sind erkennbar. Der kleine, knopfförmige P_3 ist zwischen P_1 und P_4 eingequetscht. Von labial ist er nicht, von occlusal teilweise zu sehen. Der P_4 hat einen nach mesiolabial ausladenden, durch einen Sulcus von der ± zentral liegenden Hauptspitze getrennten Vorderlappen. Das markante Schlußcingulum begleitet die Labialseite bis zum Beginn des Vorderlappens. Ein Hinterinnenhügel ist angedeutet.

Am mäßig amblyodonten M_1 steht das isolierte Paraconid etwas lingual von der Mediane. Proto- und Metaconid sind durch einen Usurgrat verbunden. Das starke Labialcingulum biegt unter dem Hypoconid in das Schlußcingulum. Hypo- und Entoconid sind gratförmig.

Der sehr kleine M_2 hat ein Präcingulid, das unter Ausdünnung in das bis zum Hypoconid reichende Labialcingulum übergeht. Das Talonid ist nur mäßig reduziert.

Diskussion

Der Obere Eselsberg, ein Stadtteil im Nordwesten von Ulm, wo sich auch die beiden neuen Fundstellen Ulm-Uniklinik und Ulm-Westtangente befinden, lieferte bei Tiefbauarbeiten auch schon früher Fossilfunde. Das zur Diskussion stehende Stück gelangte um 1900 an das damalige Naturalienkabinett in Stuttgart. Die genaue Lage der Fundstelle am Oberen Eselsberg ist unbekannt. Der Sedimentblock, in dem sich das Kieferbruchstück befindet, ist aber der gleiche kalkige Mergel, aus dem auch die Funde von Ulm-Westt. und Ulm-Uniklinik stammen. Die Fundstellen am Oberen Eselsberg lieferten bislang Faunen, die stratigraphisch in MN 2 anzusiedeln sind. Dieses Alter können wir ohne Vorbehalt auch für den vorliegenden Fund annehmen.

Als Vertreter der Gattung *Chainodus* wäre eigentlich *Ch. ulmensis* zu erwarten, der in Ulm-Westt. relativ häufig anzutreffen ist. Die Maße der Zähne des Unterkiefers sind aber deutlich kleiner als bei *Ch. ulmensis* und etwas größer als beim jüngeren *Ch. intercedens.* Das vorliegende Unterkieferbruchstück ist in den metrischen Beziehungen *Chainodus sulcatus* vom Frankfurter Nordbassin und von Budenheim recht ähnlich. Auch in der Formgebung des P_4, im Grad der Amblyodontie des M_1 sowie in der Reduktion des M_2-Talonids besteht gute Übereinstimmung mit *Ch. sulcatus.* Dieser Fund macht wahrscheinlich, daß das Oberkieferbruchstück aus der Fauna von Ulm-Uniklinik die bislang unbekannte Maxillarbezahnung von *Ch. sulcatus* repräsentiert.

Die drei Unterkieferbruchstücke mit M_2 vom Heßler können aufgrund des stärker reduzierten Talonids nicht zu *Ch. sulcatus* gehören.

Für *Ch. ulmensis* scheinen sie mir etwas zu schlank zu sein. Allein anhand des M_2 ist die Bestimmung eines Dimyliden überhaupt problematisch. Die drei Zähne lassen sich nur mit Vorbehalt der Gattung *Chainodus* zuordnen und werden als ?*Chainodus* sp. bestimmt.

Chainodus sp.

Taf. 9, Fig. 4; Abb. 5

v 1989 *Cordylodon* sp. – HEIZMANN et al., Ulm-Westtangente und Ulm-Uniklinik etc., S. 9.

Material (Maße siehe Tab. 7, Abb. 5)

Ulm-Uniklinik: SMNS

42816 Gesichtsschädelbruchstück mit P^2-M^2 sin. et P^2-M^1 dext.

Beschreibung

Am stark verdrückten, in Sediment eingebetteten Gesichtsschädelbruchstück sind P^2-M^2 sin. in Occlusalansicht erhalten. P^2-M^2 dext. sind nur teilweise von lingual zu sehen, da sie größtenteils von Knochen verborgen sind. Das For. infraorbitale öffnet sich über dem P^4, genau vor dessen Außenwurzel. Unmittelbar über dem Infraorbitalforamen liegt das kleine For. lacrimale. Der Jochbogen endigt frei über der Mitte des M^2. Die Anzahl der Alveolen vor dem P^2 ist erhaltungsbedingt nicht zu ermitteln.

Der P^2 ist größer als der P^3, beide sind zweiwurzelig. Am P^2 zieht von der Spitze ein Grat nach mesial, am P^3 nicht.

Der amblyodonte, rundliche P^4 hat einen zentralen, stumpfen Innenhügel und ein ebenso stumpfes mesiales Basalhöckerchen. Ein Cingulum ist nur lingual angedeutet. Ein von der Hauptspitze ausgehender distaler Grat mündet in das Hinterinnencingulum.

Der M^1 gleicht jenem von *Chainodus ulmensis.*

Am M^2 ist das Mesostyl nur oberflächlich gespalten. Metaconus und Hinterinnenhügel bilden einen Grat. Mesial- und Lingualkante sind gerade und stehen senkrecht aufeinander. Das Mesialcingulum ist auf die labiale Hälfte beschränkt.

Diskussion

Die Zugehörigkeit des Gesichtsschädelbruchstückes zur Gattung *Chainodus* ist durch den M^1 mit gleich starkem Parastyl und Paraconus, einem gattungsdiagnostischen Merkmal, gewährleistet. Von *Cordylodon haslachensis,* von dem es nur die Typusmandibula gibt, ist allerdings die Maxillarbezahnung unbekannt. Es genügt die Diskussion der Artzugehörigkeit dieses Stückes. Abgesehen von *Chainodus intercedens* sind die *Chainodus*-Arten sehr dürftig belegt. Von *Chainodus sulcatus* sind nur einige Unterkiefer bekannt. Das zur Diskussion stehende Exemplar kann nur gegen *Chianodus ulmensis, Chainodus eggingensis* und *Chainodus intercedens,* von denen auch Oberkieferreste bekannt sind, abgegrenzt werden.

Chainodus sp. unterscheidet sich von *Ch. ulmensis* durch:

- den stärker amblyodonten P^4 mit Innenhügel und mesialem Basalhöckerchen;
- den zu einem Grat verschmolzenen Metaconus und hinteren Innenhügel am M^2.

Chainodus sp. unterscheidet sich von *Ch. eggingensis* durch:

- den zweiwurzeligen P^3;
- den P^4 mit mesialem Basalhöckerchen und markantem Innenhügel.

Chainodus sp. unterscheidet sich von *Ch. intercedens* durch:

- deutlich breitere, dadurch stärker amblyodonte Zähne;
- den rundlichen P^4, dessen Mesialhügel nicht so weit nach vorn ragt;
- das kürzere Metastyl des M^1;
- den M^2 ohne lingual vom Protoconus liegenden Zusatzhügel.

Diese augenscheinlichen Unterschiede verbieten die Assoziation mit einem dieser Taxa. Es muß zunächst geprüft werden, ob das Exemplar von Ulm-Uniklinik die bisher unbekannte Maxillarbezahnung von *Cordylodon haslachensis* oder von *Chainodus sulcatus* repräsentiert. Die breiten, amblyodonten Zähne des Oberkiefers können nur mit ebenso amblyodonten Mandibularzähnen occludieren. Da *C. haslachensis* relativ schlanke Unterkieferzähne hat, halte ich es für höchst unwahrscheinlich, daß das Stück dieser Art zugeordnet werden kann. *Chainodus sulcatus,* bisher aus dem Frankfurter Nordbassin und aus Budenheim bekannt, hat zwar durch den weit ausladenden Vorderlappen einen amblyodonten P_4, der M_1 ist dagegen relativ schlank. *Ch. ulmensis* und *Ch. eggingensis* sind größer als *Ch. sulcatus* und größer als die Form von Ulm-Uniklinik. Nur der kleine P^4 von *Ch. eggingensis* aus Eggingen liegt in der Größenordnung des P^4 von Ulm-Uniklinik. Für *Ch. sulcatus* wären also Oberkieferzähne von der Größe des *Chainodus* sp. durchaus zu erwarten. Es ist möglich, läßt sich aber nicht beweisen, daß sich hinter dem Oberkieferbruchstück von Ulm-Uniklinik die Maxillarzähne von *Ch. sulcatus* verbergen. Der Nachweis dieser Art unter den nicht mehr genau zu lokalisierenden Altfunden vom Oberen Eselsberg macht dies wahrscheinlich. Dies kann letztlich nur durch Funde von *Chainodus sulcatus* mit sicher assoziierbaren Oberkieferzähnen entschieden werden. Die Determination *Chainodus* sp. für die Form von Ulm-Uniklinik muß daher genügen.

Chainodus intercedens (MÜLLER 1967)

Taf. 9, Fig. 6; Abb. 5

Material (Maße siehe Tab. 7, Abb. 5)
Stubersheim 3: SMNS
44776 Gesichtsschädel mit C-P^4 sin. und P^3-M^1 dext., C sup.-Keim
Stubersheim 3: BSP 1980 XXXII
176–178 2 P_1 sin., M_1 dext.

Vergleichsmaterial (Maße siehe Tab. 7, Abb. 5)
Wintershof-West (Locus typicus): BSP 1937 II
(Belege und Originale zu MÜLLER 1967: 58 ff.; Taf. 2, Fig. 9–10; Taf. 3, Fig. 2–4).
Petersbuch 2: BSP 1976 XXII
(Belege zu ZIEGLER & FAHLBUSCH 1986: 17–18, Abb. 8, 9).

Beschreibung

Am Gesichtsschädelbruchstück liegt die orale Öffnung des Infraorbitalkanals, das relativ kleine For. infraorbitale, über der mesialen Hälfte des P^4, die aborale Öffnung über dem Metastyl des M^1. Unmittelbar über dem For. infraorbitale öffnet sich das winzige For. lacrimale. An der linken Maxillarseite sind die kleine I^2-Alveole und C sup. bis P^4, rechts P^3 bis M^1 in situ erhalten. Der Caninus und die beiden ersten P sup. sind zweiwurzelig und aufgrund deutlicher metrischer Unterschiede auch isoliert sicher unterscheidbar. Der C sup. ist etwas länger, deutlich höher und stärker amblyodont als der länglich-ovale P^2. Der kleine P^3 hat einen mehr rundlichen Umriß. Der P^4 hat einen markanten, ziemlich genau in der Mitte liegenden Innenhügel und ein weit vorspringendes, niedriges mesiales Basalhügelchen, das lingual mit dem Innenhügel durch ein Cingulum verbunden ist. Der M^1 ist sehr stark abgekaut, so daß Parastyl und Paraconus vereinigt sind. Die Spaltung des Metaconulus ist nur noch zu erahnen.

Die beiden in der Größe stark differierenden P_1 haben je zwei stark nach distal geneigte Wurzeln, deren vordere nur etwas schwächer als die hinteren sind. Die labiale Seite ist stark nach außen gewölbt, die linguale infolge Usur plan geschliffen. Das linguale Cingulum ist noch erhalten.

Beim M_1 liegt das Paraconid ungefähr in der Mediane und hebt sich, zum Teil infolge Usur, kaum vom Paralophid ab. Proto- und Metaconid sind engständig. Das Talonidbecken ist hoch abgeriegelt, das primär starke Labialcingulum teilweise abgeschliffen.

Diskussion

Anders als in Wintershof-West und Petersbuch 2 sind die Dimyliden in Stubersheim 3 nur sehr spärlich und nur mit einem determinierbaren Taxon, *Chainodus intercedens*, vertreten. MÜLLER (1967, 58 ff.) hat diese Art anhand des umfangreichen Materials der Typuslokalität Wintershof-West ausführlich behandelt und die Entwicklung zur evoluierten Form, die in Erkertshofen 1 vorliegt, aufgezeigt. Die bislang umfangreichste Population von *Chainodus intercedens* finden wir in der Fauna von Petersbuch 2. Sie repräsentiert ebenfalls die evoluierte Form, was in einer Größenzunahme gegenüber Wintershof-West deutlich zum Ausdruck kommt (siehe ZIEGLER & FAHLBUSCH 1986: 17–18, Abb. 8, 9).

Aus der Zusammensetzung der Soricidenfauna ist bekannt, daß die Fauna von Stubersheim 3 eine intermediäre Stellung zwischen jenen von Wintershof-West und Petersbuch 2 einnimmt (ZIEGLER 1989: 57). Soweit vergleichbare Werte vorliegen, Tab. 7. *Chainodus*, diverse Arten, Maße und statistische Werte der Zähne.

Lokalität		n	R	m	s	V
Ulm-Westt.	LCinf.	2	1,50–1,53	1,52		
	BCinf.	4	1,11–1,33	1,23		
Ulm-Westt.	LCinf.	1		1,46		
(Brücke)	BCinf.	1		1,21		
Budenheim	LCinf.	1		0,96		
Pet. 2	LP$_1$	19	2,36–2,95	2,65±0,08	0,1610	6,07
	BP$_1$	19	1,36–1,80	1,58±0,06	0,1178	7,45
Stub. 3	LP$_1$	2	2,37–2,57	2,47		
	BP$_1$	2	1,50–1,83	1,67		
Ulm-Westt.	LP$_1$	8	2,31–2,47	2,38±0,04	0,0507	2,13
	BP$_1$	6	1,60–1,71	1,67±0,05	0,0451	2,71
Oberer	LP$_1$	1		2,10		
Eselsberg	BP$_1$	1		1,80		
Budenheim	LP$_1$	1		2,35		
	BP$_1$	1		1,45		
Pet. 2	LP$_3$	3	0,49–0,68	0,56		
	BP$_3$	3	0,49–0,54	0,51		
Ulm-Westt.	LP$_3$	3	0,98–1,12	1,06		
	BP$_3$	3	1,25–1,37	1,33		
Eggingen/	LP$_3$	1		1,03		
Halach	BP$_3$	1		1,12		
Eggingen	LP$_3$	1		0,86		
	BP$_3$	1		0,91		
Pet. 2	LP$_4$	29	2,05–2,62	2,33±0,06	0,1600	6,87
	BP$_4$	29	1,80–2,36	2,07±0,07	0,1494	7,21
Wi.-West.	LP$_4$	16	1,97–2,22	2,11±0,05	0,0969	4,58
	BP$_4$	16	1,55–2,15	1,82±0,07	0,1256	6,91
Ulm-Westt.	LP$_4$	4	2,80–3,04	2,93		
	BP$_4$	4	2,22–2,63	2,95		
Ulm-Westt.	LP$_4$	1		2,50		
(Brücke)	BP$_4$	1		1,82		
Eggingen/	LP$_4$	1		3,02		
Haslach	BP$_4$	1		3,00		
Eggingen	LP$_4$	2	2,90–3,14	3,02		
	BP$_4$	2	2,50–2,67	2,59		
Oberer	LP$_4$	1		2,30		
Eselsberg	BP$_4$	1		2,31		
Budenheim	LP$_4$	3	2,35–2,65	2,61		
	BP$_4$	3	2,12–2,36	2,26		
Nordbassin	LP$_4$	1		2,75		
	BP$_4$	1		2,15		
Pet. 2	LM$_1$	38	1,90–2,31	2,13±0,04	0,1105	5,19
	BM$_1$	39	1,40–1,85	1,63±0,04	0,1185	7,27
Stub. 3	LM$_1$	1		2,10		
	BM$_1$	1		1,52		
Wi.-West	LM$_1$	17	1,76–2,14	1,97±0,06	0,1162	5,88
	BM$_1$	17	1,25–1,60	1,47±0,05	0,0929	6,33
Ulm-Westt.	LM$_1$	2	2,87–2,87	2,87		
	BM$_1$	4	2,40–2,70	2,54		
Haslach	LM$_1$	1		2,60		
	BM$_1$	1		2,00		
Eggingen/	LM$_1$	1		2,58		

Lokalität		n	R	m	s	V
Haslach	BM$_1$	1		2,30		
Eggingen	LM$_1$	1		2,51		
	BM$_1$	1		2,21		
Oberer Eselsberg	LM$_1$	1		2,28		
	BM$_1$	1		1,80		
Budenheim	LM$_1$	3	2,25–2,45	2,32		
	BM$_1$	3	1,61–1,80	1,73		
Nordbassin	LM$_1$	1		2,30		
	BM$_1$	1		1,72		
Pet. 2	LM$_2$	35	1,75–2,24	2,01±0,04	0,1037	5,15
	BM$_2$	36	1,02–1,30	1,16±0,02	0,0644	5,55
Wi.-West	LM$_2$	15	1,75–2,00	1,89±0,04	0,0675	3,57
	BM$_2$	15	0,97–1,11	1,06±0,03	0,0472	4,45
Ulm-Westt.	LM$_2$	5	2,01–2,10	2,04		
	BM$_2$	5	1,21–1,36	1,29		
Haslach	LM$_2$	1		2,06		
	BM$_2$	1		1,36		
Eggingen	LM$_2$	1		2,10		
	BM$_2$	1		1,20		
Oberer Eselsberg	LM$_2$	1		1,88		
	BM$_2$	1		1,16		
Budenheim	LM$_2$	2	1,98–2,00	1,99		
	BM$_2$	2	1,16–1,18	1,17		
Nordbassin	LM$_2$	1		1,97		
	BM$_2$	1		1,20		
Heßler	LM$_2$	3	2,10–2,23	2,17		
	BM$_2$	3	1,14–1,30	1,22		
Pet. 2	LP^2	2	1,62–1,66	1,64		
	BP^2	2	0,96–1,01	0,99		
Stub. 3	LP^2	1		1,86		
	BP^2	1		1,15		
Ulm-Westt.	LP^2	1		1,40		
	BP^2	1		1,08		
Ulm-Uni	LP^2	1		1,53		
	BP^2	1		0,97		
Eggingen	LP^2	1		1,43		
	BP^2	1		1,11		
Pet. 2	LP^3	2	1,16–1,29	1,23		
	BP^3	2	0,79–0,83	0,81		
Stub. 3	LP^3	1		1,15		
	BP^3	1		0,91		
Ulm-Westt.	LP^3	3	1,26–1,30	1,29		
	BP^3	3	0,75–0,88	0,82		
Ulm-Uni	LP^3	1		1,20		
	BP^3	1		0,91		
Eggingen	BP^3	1		1,05		
Pet. 2	LP^4	5	2,22–2,41	2,32		
	BP^4	5	1,92–2,26	2,03		
Stub. 3	LP^4	2	2,39–2,39	2,39		
	BP^4	2	2,10–2,10	2,10		
Wi.-West	LP^4	5	2,04–2,30	2,17		
	BP^4	5	1,70–1,85	1,76		
Ulm-Westt.	LP^4	3	2,63–2,78	2,73		
	BP^4	3	2,25–2,45	2,35		

Lokalität		n	R	m	s	V
Ulm-Uni	LP^{4}	1		2,32		
	BP^{4}	1		2,16		
Eggingen	LP^{4}	1		2,31		
	BP^{4}	1		2,09		
Pet. 2	LM^{1}	7	2,70–3,13	2,95±0,15	0,1601	5,43
	BM^{1}	7	2,15–2,45	2,34±0,09	0,0998	4,26
Stub. 3	LM^{1}	1		2,65		
	BM^{1}	1		2,24		
Wi.-West	LM^{1}	9	2,60–3,00	2,76±0,10	0,1357	4,92
	BM^{1}	9	2.05–2,27	2,13±0,05	0,0707	3,31
Ulm-Uni	LM^{1}	1		2,73		
	BM^{1}	1		2,26		
Pet. 2	LM^{2}	6	1,24–1,41	1,32		
	BM^{2}	6	1,75–2,06	1,92		
Ulm-Westt.	LM^{2}	5	1,27–1,38	1,34		
	BM^{2}	4	1,87–2.06	1,98		
Ulm-Uni	LM^{2}	1		1,34		
	BM^{2}	1		2.03		

Petersbuch 2: *Chainodus intercedens*
Stubersheim 3: *Chainodus intercedens*
Wintershof-West: *Chainodus intercedens,* locus typicus, Maße aus Müller 1967, Tab. 31–35
Ulm-Uniklinik: *Chaiodus* sp.
Ulm-Westtangente: *Chainodus ulmensis* n.sp.
Ulm-Westtangente (Brücke): *Chainodus* cf. *ulmensis* n.sp.
Eggingen/Haslach: *Chainodus eggingensis* n.sp.
Oberer Eselsberg: *Chainodus* cf. *sulcatus*
Budenheim: *Chainodus sulcatus*
Nordbassin: *Chainodus sulcatus,* locus typicus, Maße aus Stephan-Hartl 1972, Tab. 1

wird ersichtlich, daß *Chainodus intercedens* von Stubersheim 3 in den Maßen der Zähne deutlich größer ist als in Wintershof-West (P^4, M^1). Der M$_1$ liegt im oberen Bereich der Variationsbreite der Population von Wintershof-West. Für die P$_1$ liegen keine Vergleichsmaße von der Typuslokalität vor. Die beiden Stubersheimer Stücke liegen ungefähr in der Größenordnung jener von Petersbuch 2.

Bei *Chainodus intercedens* kam es gegenüber den agenischen *Chainodus*-Arten zu einer Proportionsänderung im Gebiß. Im rostralen Kieferabschnitt ist der orleanische *Ch. intercedens* größer. Dies kommt in der signifikanten Längenzunahme des P$_1$ der Population von Petersbuch 2 gegenüber jener von Ulm-Westtangente deutlich zum Ausdruck. Die P$_4$ bis M$_2$ dagegen sind bei *Ch. intercedens* meist deutlich kleiner als bei *Ch. eggingensis* und *Ch. ulmensis.* Bei den Maxillarzähnen sind nicht alle Zahnpositionen belegt, um einen gleichsinnigen Trend zu zeigen. Bei den agenischen *Chainodus*-Arten scheint der Kauschwerpunkt auf P$_4$ und M$_1$ gelegen zu haben.

Für die wenigen Funde von Stubersheim 3 läßt sich zusammenfassend feststellen, daß sie einen etwas evoluierteren Eindruck machen als jene von Wintershof-West.

Gattungen *Pseudocordylodon* HÜRZELER 1944 und *Dimyloides* HÜRZELER 1944

Taf. 10 + 11; Abb. 6

Material (Maße siehe auch Abb. 6)

Ulm-Westtangente: SMNS 44767

Pseudocordylodon cf. *vireti* HÜRZELER und Dimylidae gen. et sp. indet.;
15 Einzelzähne, 2 davon auf Unterkieferfragm.

Maße: *Pseudocordylodon* cf. *vireti*

A1 P_1 dext,82×1,21

A2	P_1 dext.	1,68×1,25
B1	P_4 sin.	1,89×1,20
B2	P_4 dext.	1,89×1,25
C1	M_1 sin.	2,46×1,80
C2	M_1 dext.	2,47×1,80

Dimylidae gen. et sp. indet.

D1	M_2 sin.	2,58×1,40
D2	M_2 dext.	2,45×1,37
D3	M_2 dext.	2,44×1,38
G1	P^4 sin.	2,50×1,95
B4	D_4 sin.	2,06×1,40

Eggingen-Mittelhart 2: SMNS 44770

Pseudocordylodon sp. 1 und sp. 2;
1 Unterkieferfragm. mit P_4, 50 zum großen Teil fragmentäre Einzelzähne

Maße: *Pseudocordylodon* sp. 1

B3	P_1 dext.	1,70×1,16
D7	P^4 dext.	2,14×1,88

Pseudocordylodon sp. 2

A1	P_1 sin.	2,08×1,45
B1	P_1 dext.	1,82×1,35
B2	P_1 dext.	1,89×1,42
C1	P_4 sin.	2,31×1,54
C2	P_4 sin.	2,05×1,42
C3	P_4 sin.	2,00×1,42
D1	P_4 dext.	2,14×1,53
E7	M^1 sin.	3,74×2,84×2,84 ($L \times B_v \times B_h$)
E8	M^1 sin.	3,70×2,58×2,66
H7	M^2 dext.	1,72×2,68

Eggingen-Mittelhart 1:

Pseudocordylodon sp. 1 und *Dimyloides* cf. *stehlini* HÜRZELER SMNS 44769; 32 Einzelzähne.
BSP 1983 XXII 517–519, 521–527; 15 zum Teil fragmentäre Einzelzähne.
Coll. WANNEMACHER Egg.-Mh. 1/186–190; 5 Einzelzähne.

Maße: *Dimyloides* cf. *stehlini*

SMNS 44769

D1	M_2 dext.	2,33×1,47
D2	M_2 dext.	2,16×1,37
H2	P^4 dext.	ca. 2,20×2,14

Pseudocordylodon sp. 1

SMNS 44769

C4	P_1 sin.	1,75×1,23
D4	P_1 dext.	1,66×1,24
B4	P_4 sin.	2,08×1,41
B5	P_4 sin.	– ×1,26
A1	M_1 sin.	3,01×2,17
B1	M_1 dext.	2,90×2,10

BSP 1983 XXII

522	P_4 dext.	1,73×1,11
517	M_1 dext.	2,82×2,02

Coll. WANNEMACHER Egg.-Mh. 1

187	P_4 sin.	1,79×1,29

B2	M_1 dext.	2,76×2,09	188	M_1 dext.	2,57×2,13
B3	M_1 dext.	– ×1,89			
C1	M_2 sin.	2,49×1,44			
C2	M_2 sin.	2,62×1,40			
C3	M_2 sin.	2,51×1,42			
I1	M^2 sin.	1,75×2,53			

Eggingen-Erdbeerhecke:
Dimyloides cf. *stehlini* Hürzeler und *Pseudocordylodon* cf. *vireti* Hürzeler
SMNS 44768; 46 zum Teil fragmentäre Einzelzähne.

Maße: *Dimyloides* cf. *stehlini*

D6	P_4 sin.	ca. 1,91×1,38
E6	P_4 dext.	1,91×1,46

Pseudocordylodon cf. *vireti*

A6	P_4 sin.	1,79×1,16
D7	P_4 sin.	1,81×1,14
E7	P_4 dext.	2,10×1,39
E8	P_4 dext.	1,87×1,24
E9	P_4 dext.	– ×1,21
E10	P_4 dext.	1,75×1,15
E1	P^4 dext.	2,15×1,85

Vergleichsmaterial (Maße siehe Abb. 6)
Dimyloides stehlini Hürzeler 1944
Boudry (Locus typicus): NHMB Bd 157–159, 166–168
(Belege und Originale zu Hürzeler 1944a: 22–24, Fig. 23–28).
Boudry 1: NHMB Bd 330, 331, 157, 158
(Belege und Originale zu Engesser in Mojon et al., 1985: 658–662, Fig. 15–16).
Weißenburg 6: BSP 1961 XII
(Belege und Originale zu Müller 1967: 18 ff., Tab. 2, Taf. 1/4–7; nach Engesser, 1976: 807, *Pseudocordylodon rigassii).*
Ehrenstein 4: BSP 1971 XXV
(Belege und Originale zu Schmidt-Kittler 1973: 115–139, Abb. 1–6, Tab. 1, Taf. 5).

Pseudocordylodon vireti Hürzeler, 1944
Saulcet (Locus typicus): NHMB Sau 559, 740, 742–746, 2425, 4965, 4969–4971, 4974
(Belege und Originale zu Hürzeler 1944a: 26 f., Abb. 30–37).

Pseudocordylodon rigassii Engesser, 1976
Messen (Locus typicus): NHMB As 152 (Holotypus)–154, 132–135
(Belege und Originale zu Engesser 1976: 803–807, Taf. 1, 2, 3/3).

Beschreibung

Alle zu bearbeitenden Funde liegen in Gestalt isolierter, zum großen Teil fragmentärer Einzelzähne vor. Lediglich einige sitzen auf kurzen Unterkieferresten, die immerhin zeigen, daß das For. mentale unter der Mitte des M_1 liegt.

Milchzähne

Die sehr charakteristischen, leicht erkennbaren D^4 sind mit Sicherheit nicht überliefert. Die D^2 und D^3 aus der Population von Ulm-Westtangente könnten unter den dort sehr zahlreichen P^1-P^3 von *Dimylus paradoxus* stecken, die vielfach in Gestalt wurzelloser Keime vorliegen.

Der als D_3 interpretierte Zahn aus der Population von Ulm-Westt. ist einwurzelig, hat eine gerundet dreieckige Kaufläche und ein umlaufendes Cingulum, das lingual ausdünnt. In der mesialen Hälfte verläuft ein medianer Grat, der einen kurzen Ast nach lingual entsendet.

Am D_4 aus der gleichen Population ist die Distolabialecke abgebrochen. Ein hohes mesiolinguales Basalhöckerchen und ein Hinterinnenhügel sind ausgebildet. Die ± zentrale Hauptspitze entsendet einen langen medianen und je einen kurzen distolabialen und distolingualen Grat. Das breite Labialcingulum ist in der Mitte hochgebogen.

Unterkieferzähne

I inf. – Sie können nicht identifiziert werden.

C inf. – (Egg.-Erdbeerhecke, n=6; Egg.-Mittelhart 1, n=1; Egg.-Mittelhart 2, n=5; Ulm-Westtangente, n=1)

Die mandibularen Canini (früher I_3) der verschiedenen Dimylidentaxa sind morphologisch kaum zu unterscheiden. Die vorliegenden Stücke haben eine starke, schräg nach hinten weisende Wurzel. Der Canin muß den letzten Incisivus stark überlagern. Die Spitze kann einen zarten Grat nach mesial entsenden. Das starke Schlußcingulum begleitet ein Stück die Zahnflanken und verliert sich nach mesial. Von Ulm-Westt. wurde ein Stück zugeordnet, das kleiner ist als die dortigen *Chainodus*-C inf. und etwas größer als jene von *Dimylus.*

P_1. – (Egg.-Erdbeerhecke, n=1; Egg.-Mittelhart 1, n=2; Egg.-Mittelhart 2, n=4; Ulm-Westtangente, n=2)

Die P_1 (früher C inf.) der verschiedenen Dimylidentaxa unterscheiden sich nur metrisch, proportionell und im Grad der Amblyodontie. Die zarte Vorder- und die massive Hinterwurzel sind stark nach hinten geneigt. Alle vorliegenden Stücke haben ein breites Cingulum, das sich auf der Labialseite nach mesial rasch verliert. Sie gehören mit Sicherheit weder zu *Cordylodon* noch zu *Chainodus* oder *Dimylus.* Bei *Pseudocordylodon vireti* und *P. rigassii* ist diese Zahnposition nicht überliefert. Von *Dimyloides stehlini* der Typuslokalität Boudry ist nur ein halber P_1 mit einer Länge von 1,8 mm vorhanden (siehe ENGESSER in MOJON et al. 1985, Fig. 16). Die P_1 von Egg.-Erdbeerhecke, Egg.-Mittelhart 1 und Ulm-Westt. würden morphometrisch zu jenen von *D. stehlini* von Ehrenstein 4 passen. In Egg.-Mittelhart 2 repräsentieren die P_1 wahrscheinlich zwei Arten oder eine insgesamt größere Art.

$P_{2,\ 3}$. – (Egg.-Erdbeerhecke, n=6; Egg.-Mittelhart 1, n=8; Egg.-Mittelhart 2, n=4; Ulm-Westtangente, n=1).

Ob die Zähne als P_2 und P_3 anzusprechen sind, hängt davon ab, ob sie von *Pseudocordylodon* (nur P_3) oder von *Dimyloides* (P_2 und P_3) stammen. Alle sind einwurzelig, mehr breit als lang, haben beidseitig ein Cingulum und müssen einander überlappt haben. Von Ulm-Westt. wurde ein Stück hier zugeordnet, weil es metrisch nicht zu den anderen dort vorkommenden Dimylidentaxa paßt. Anhand dieser isolierten (P_2 und) P_3 ist nicht sicher zu entscheiden, ob zwei Zahnpositionen vorliegen und zu welchem Taxon sie gehören. Die entsprechenden Maße aus den vorliegenden Populationen sind durchweg etwas größer als der einzige P_3 von *Pseudocordylodon vireti* von Saulcet und als die vier P_2 und P_3 von *Dimyloides stehlini* von Boudry. Bei *P. rigassii* von Messen ist diese Zahnposition nicht belegt.

P_4. – (Egg.-Erdbeerhecke, n=7; Egg.-Mittelhart 1, n=4; Egg.-Mittelhart 2, n=4; Ulm-Westt., n=2)

Die P_4 haben zwei gleich starke ± senkrechte Wurzeln und keine Spur eines Vorderlappens. Für alle vorliegenden Exemplare kann mit Sicherheit die Zugehörigkeit zu *Cordylodon, Chainodus* und zu *Dimylus* ausgeschlossen werden.

Egg.-Erdbeerhecke: Zwei P_4 (SMNS 44768 D6 und E6) haben einen rundlichen Umriß und heben sich durch ihre im Verhältnis zur Länge große Zahnbreite von den anderen ab. Beide können zu *Dimyloides stehlini* gehören. Die anderen P_4 sind zwar in der Größe sehr variabel, aber alle relativ schlank und haben ein Talonid. Bei mäßiger Abkauung ist zu erkennen, daß die Spitze leicht nach lingual gekrümmt ist. Eine Zuordnung dieser P_4 zu *Pseudocordylodon* cf. *vireti* scheint vertretbar.

Egg.-Mittelhart 1: Für die drei vollständigen Exemplare ist die Zugehörigkeit zu *Dimyloides stehlini* auszuschließen. Die beiden größeren gehören sicher zu einer Population, wahrscheinlich von *Pseudocordylodon vireti.* Der kleine P_4 könnte ebenfalls dazu gehören. Bei *P. vireti* von Saulcet ist der P_4 der Typusmandibel der kleinste.

Egg.-Mittelhart 2: Wie bei den P_1 zeichnen sich hier zwei Größenklassen ab, die durch je zwei P_4 repräsentiert sind. Zumindest die beiden kleineren können zu *P. vireti* gehören. Ob alle Stücke von einer Art sind, bleibt ungewiß.

Ulm-Westtangente: Die beiden P_4 gehören der gleichen *Pseudocordylodon*-Art an wie die kleineren Stücke obiger Lokalitäten.

M_1.– (Egg.-Erdbeerhecke, n=2 Fragm.; Egg.-Mittelhart 1, n=9; Egg.-Mittelhart 2, n=7; Ulm-Westt., n=2)

Die ersten mandibularen Molaren zeichnen sich gegenüber jenen von *Dimylus paradoxus* durch deutlich größere Dimensionen und ein stärker aufgedunsenes Hypoconid aus. Sie wirken dadurch mehr amblyodont als bei *D. paradoxus.* Gegenüber den M_1 von *Chainodus* sind sie aber vergleichsweise grazil.

Egg.-Erdbeerhecke: Je ein Trigonid- und ein Talonidbruchstück (B=2,07), möglicherweise von einem M_1. Es kann von *Pseudocordylodon* oder von *Dimyloides* sein.

Egg.-Mittelhart 1: Die fünf meßbaren M_1 und die Fragmente können durchaus eine homogene Population repräsentieren. Sie liegen in der Breite zwischen *P. vireti* und *P. rigassii,* sind aber schlanker als die letztgenannte Form.

Egg.-Mittelhart 2: Sechs sehr breite Talonidbruchstücke, die nicht zu den bekannten Arten passen. Nach der Breite kommt am ehesten *P. rigassii* in Frage.

Ulm-Westtangente: Zwei relativ schlanke M_1 werden an dieser Stelle behandelt, weil sie für *Dimylus paradoxus* viel zu breit sind und ein etwas stärker aufgeblähtes Hypoconid haben. Sie passen metrisch zu den kleinen M_1 von *P. vireti* von Saulcet.

M_2. – (Egg.-Erdbeerhecke, 1 Trigonid; Egg.-Mittelhart 1, n=5; Egg.-Mittelhart 2, n=5 Trigonide; Ulm-Westt., n=3)

Allen M_2 gemein ist ein starkes Präcingulid, das ein Stück nach lingual umbiegt. Labial verliert es sich unter dem Hypoconid. Für die Artbestimmung ist die relative Größe im Verhältnis zum M_1 als Maß für die Reduktion innerhalb der Zahnreihe, sowie die Talonidlänge als Maß für die Talonidreduktion von Belang. Das erste Merkmal ist bei M_{1+2} in situ, mit Vorbehalten auch über die absolute Größe der M_2 indirekt zu ermitteln.

Egg.-Erdbeerhecke: Nur ein nicht näher bestimmbares Trigonidfragment.

Egg.-Mittelhart 1: Bei den fünf M_2 (SMNS 44769 C1–3, D1–2) sind deutlich zwei Größenklassen erkennbar. Korreliert mit der Größe ist die Reduktion des Talonids. Die beiden kleineren Stücke haben ein stärker reduziertes Talonid. Für *Dimyloides stehlini,* dessen M_2 stark reduziert ist, sind diese Stücke aber zu groß. Die anderen passen am ehesten zu *P. rigassii.* Anhand dieser Unterschiede bei den M_2 wird besonders deutlich, daß in Egg.-Mittelhart 1 offensichtlich zwei verschiedene Dimyliden vorliegen.

Egg.-Mittelhart 2: Die beiden meßbaren Trigonide zeichnen sich, wie die M_1-Talonide, durch ihre große Breite aus.

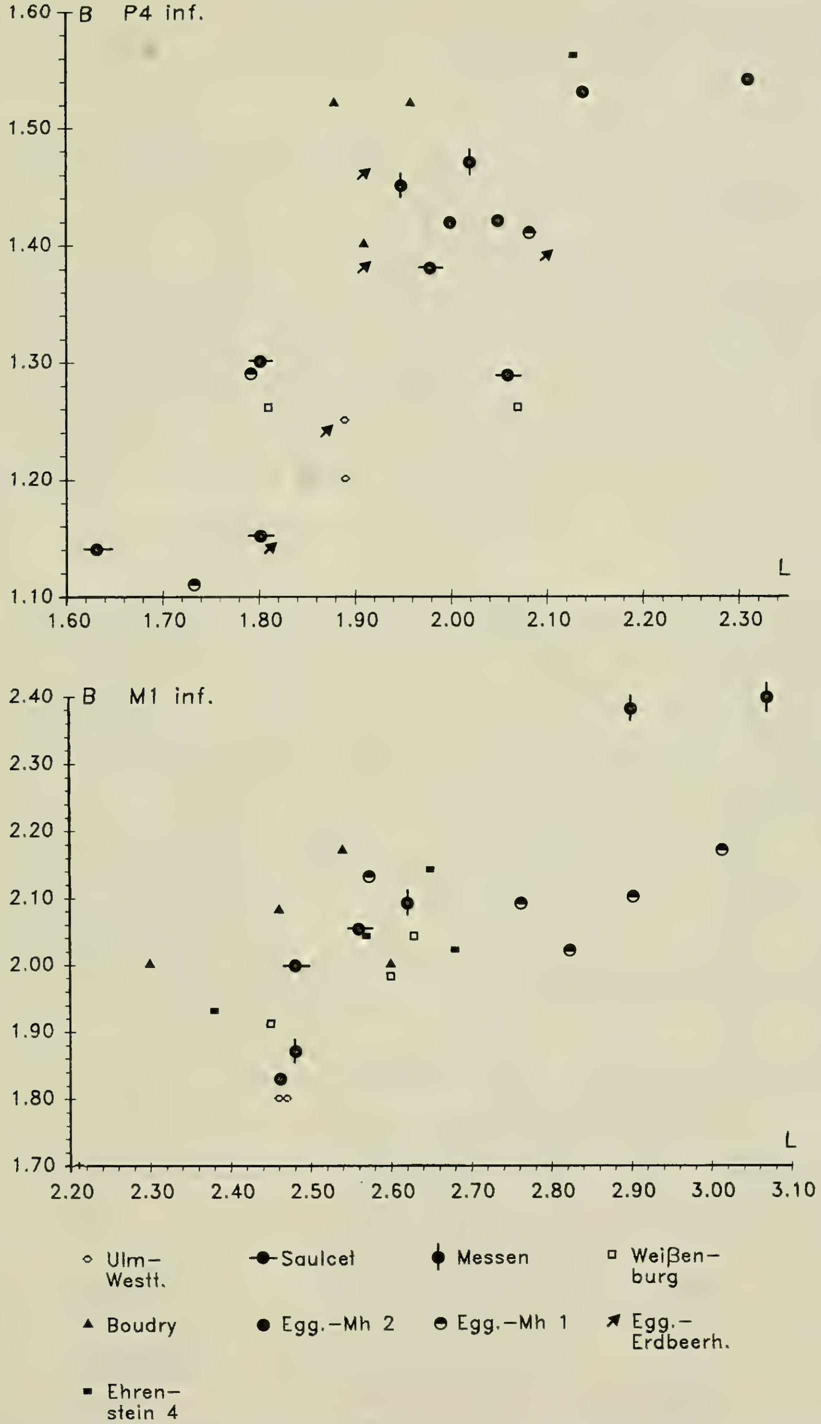
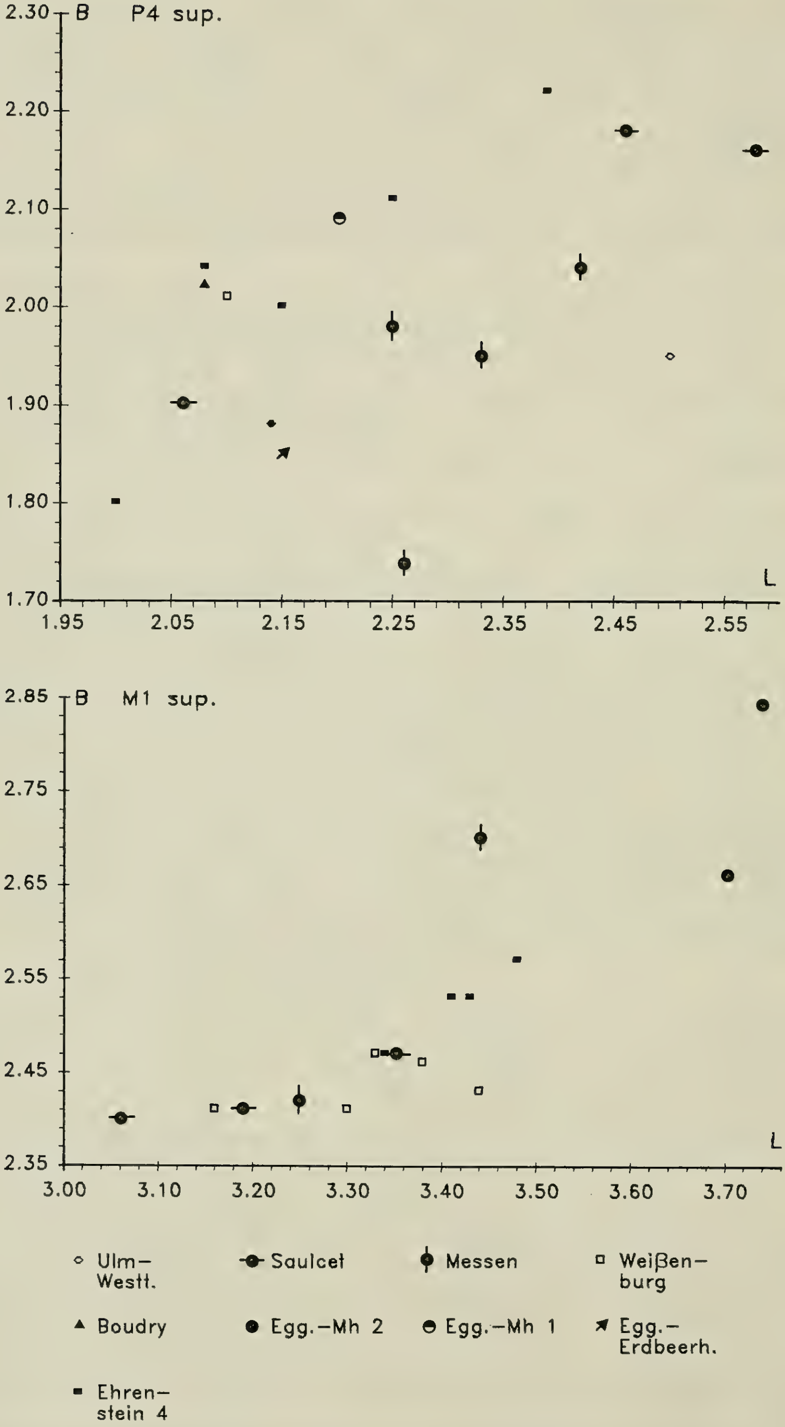


Abb. 6a. Längen-Breiten-Diagramme für die P_4 und M_1 von *Dimyloides* und *Pseudocordylodon.* Legende siehe Abb. 6b.


B
P4 sup.
2.30
2.20
2.10
2.00
1.90
1.80
1.70
L
1.95
2.05
2.15
2.25
2.35
2.45
2.55
B
M1 sup.
2.85
2.75
2.65
2.55
2.45
2.35
L
3.00
3.10
3.20
3.30
3.40
3.50
3.60
3.70
Ulm–Westt.
Saulcet
Messen
Weißen–burg
Boudry
Egg.–Mh 2
Egg.–Mh 1
Egg.–Erdbeerh.
Ehren–stein 4

Ulm-Westtangente: Die drei M_2 passen in Größe und Reduktionsgrad des Talonids zu den großen Exemplaren von Egg.-Mittelhart 1 und damit zu *P. rigassii.*

Oberkieferzähne

I sup. – Sie können nicht identifziert werden.

C sup. – (Egg.-Erdbeerhecke, n=3; Egg.-Mittelhart 1, n=3; Egg.-Mittelhart 2, n=1)

Der maxillare Caninus hat zwei starke, senkrechte Wurzeln, eine ± zentral liegende Hauptspitze mit distalem Grat und ein umlaufendes Cingulum, das an den Flanken etwas ausdünnen kann. Dieser Zahn zeigt kaum differentialdignostische Merkmale; Unterschiede zu den in Frage kommenden Taxa bestehen lediglich in der Ausbildung des Cingulums. Die Maße liegen bei den C sup. der beiden *Pseudocordylodon*-Arten und bei *D. stehlini* in der Größenordnung der vorliegenden. Lediglich das meßbare Stück aus Egg.-Mittelhart 2 ist auffallend groß. Die Determination der in Frage kommenden Dimylidentaxa scheint mir mittels dieser Zahnposition nicht möglich zu sein.

P^1-P^3. – (Egg.-Erdbeerhecke, n=9; Egg.-Mittelhart 1, n=10; Egg.-Mittelhart 2, n=2)

Die Anzahl der zwischen C sup. und P^4 liegenden Prämolaren hängt, wie bei den P inf., von der Gattungszugehörigkeit ab. *Dimyloides stehlini* hat einen länglichen, zweiwurzeligen P^1 und rundliche, einwurzelige P^2 und P^3. *Pseudocordylodon* hat per definitionem einen Prämolaren weniger (P^1 eliminiert). Der P^2 ist zweiwurzelig und länger als der einwurzelige P^3.

Von Ulm-Westtangente können keine Exemplare zugeordnet werden. Möglicherweise sind sie unter den großen P^{1-3} von *Dimylus paradoxus* zu finden. Eine sichere Trennung scheint mir aber nicht möglich. Die entsprechenden P sup. der übrigen vorliegenden Populationen sind durchweg zweiwurzelig. Nur einige haben einseitig verwachsene Wurzeln oder eine basal gespaltene Wurzel.

P^4. – (Egg.-Erdbeerhecke, n=1; Egg.-Mittelhart 1, n=3; Egg.-Mittelhart 2, n=2; Ulm-Westtangente, n=1)

Der P^4 gehört zu den diagnostisch wichtigsten Zähnen. Bei *Pseudocordylodon vireti* hat er weder einen Innenhügel noch ein mesiales Basalhöckerchen („Parastyl“).

Abb. 6b. Längen-Breiten-Diagramme für die P^4 und M^1 von *Dimyloides* und *Pseudocordylodon.*

Ulm-Westtangente: *Pseudocordylodon* cf. *vireti* (P_4 und M_1)
Dimylidae indet. P^4
Saulcet: *Pseudocordylodon vireti*
(Locus typicus)
Messen: *Pseudocordylodon rigassii*
(Locus typicus)
Weißenburg: *Pseudocordylodon rigassii*
Boudry: *Dimyloides stehlini*
(Locus typicus)
Egg.-Mittelhart 2: *Pseudocordylodon* sp. 2
Pseudocordylodon sp. 1 (P^4)
Egg.-Mittelhart 1 *Pseudocordylodon* sp. 1 (P_4, P^4, M^1)
Egg.-Erdbeerh.: *Dimyloides* cf. *stehlini* und
Pseudocordylodon cf. *vireti*
Ehrenstein 4: *Dimyloides stehlini*

Bei *P. rigassii* entwächst dem mesialen Cingulum eine kleine Knospe, und ein Innenhügel ist ausgebildet. *Dimyloides stehlini* hat einen auffallend breiten, rundlichen P^4 ohne Innenhügel und ohne mesiale Basalspitze.

Der P^4 aus der Population von Egg.-Erdbeerhecke hat ein gleichbleibend starkes, umlaufendes Cingulum, das mesial simsartig vorspringt, aber kein Basalhöckerchen trägt, sowie einen deutlichen Innenhügel. Von den drei Exemplaren aus Egg.-Mittelhart 1 haben die beiden kleineren ebenfalls einen Innenhügel. Ob eine mesiale Spitze ausgebildet ist, läßt sich wegen Beschädigung nicht feststellen. Der einzige P^4 aus Egg.-Mittelhart 2 hat kein mesiales Basalhöckerchen, aber einen Innenhügel. Der P^4 aus der Population von Ulm-Westt. hat nur ein starkes Hinterinnencingulum und keinen Innenhügel. Die mesiale Kronenbasis ist simsartig ausgezogen und trägt kein Basalhöckerchen. Er wurde hier zugeordnet, weil er zu *Dimylus paradoxus,* der in Ulm-Westtangente sehr zahlreich belegt ist, auf keinen Fall paßt, und da er für *Chainodus* n.g. nicht amblyodont genug ist.

M^1. – (Egg.-Mittelhart 2, n=7, zum Teil Fragmente)

Der erste maxillare Molar bietet wenige Unterscheidungsmerkmale. Die Exemplare aus Egg.-Mittelhart 2 sind zum großen Teil stark usiert. Die nur mittelgradig abgekauten M^1 zeigen deutlich einen gespaltenen Metaconulus. Das starke Parastyl und der linguale Protoconusarm sind durch eine Kerbe getrennt. Die beiden meßbaren Stücke sind deutlich größer als bei *Pseudocordylodon* und *Dimyloides.*

M^2. – (Egg.-Erdbeerhecke, n=1 Fragm.; Egg.-Mittelhart 1, n=2; Egg.-Mittelhart 2, n=1)

Die vorliegenden M^2 haben ein tief gespaltenes Mesostyl und zwei markante Mesostylknospen. Metaconus und hinterer Innenhügel sind ungefähr gleich stark und durch eine tiefe Kerbe getrennt. Mesial reicht ein Cingulum von der Außenecke bis zur Mitte.

Diskussion und Bestimmung der Funde

Für die vorliegenden Funde kommen nur Arten der Gattungen *Dimyloides* und *Pseudocordylodon* in Frage. Die Zugehörigkeit zu *Dimylus paradoxus*, *Cordylodon haslachensis* oder zu einer *Chainodus*-Art ist morphometrisch mit Sicherheit auszuschließen. Anhand isolierter Zähne ist die Unterscheidung der beiden Gattungen *Pseudocordylodon* und *Dimyloides* sehr problematisch. Die Erstbeschreibungen von *Pseudocordylodon vireti* HÜRZELER von Saulcet, *Pseudocordylodon rigasii* ENGESSER von Messen und von *Dimyloides stehlini* HÜRZELER von Boudry beruhen auf relativ wenigen Funden (HÜRZELER 1944a: 22–31; ENGESSER 1976: 803–807), so daß die morphometrische Variabilität dieser Taxa im Dunkeln liegt. Es sind nicht bei jedem Taxon alle Zahnpositionen belegt. Die in den Gattungsdiagnosen von *Pseudocordylodon* und *Dimyloides* bei HÜRZELER (l. c. S. 41) angegebenen Merkmale gestatten eine relativ problemlose Abgrenzung gegen *Dimylus* und *Chainodus.* ENGESSER (1976: 805) unterscheidet den von ihm beschriebenen *Pseudocordylodon rigassii* von *P. vireti* unter anderem durch größere Dimensionen. Er (l. c., S. 806 f.) synonymisiert den von MÜLLER (1967: 18 ff.) beschriebenen *Dimyloides stehlini* von Weißenburg mit *P. rigassii.* Aufgrund des deutlichen Innenhügels am P^4, des gespaltenen Metaconulus am M^1 und des länglichen P_4 trifft dies sicherlich zu. In den Maßen der Zähne liegt die Form von Weißenburg aber näher bei *P. vireti* von Saulcet. Ob der Metaconulus des M^1 bei *Dimyloides stehlini* von der Typuslokalität Boudry gespalten ist, läßt sich nicht sagen, da dieser Teil fehlt und die Ergänzung von HÜR-

ZELER (1944a, Fig. 27) eine Interpretation ist. Bei *D. stehlini* von Ehrenstein 4, beschrieben von SCHMIDT-KITTLER (1973), ist an frischen M^1 (BSP 1971 XXV 81 und 82) eine oberflächliche Metaconulus-Spaltung erkennbar, die allerdings schwächer als bei der Form von Weißenburg ist. Daran, daß in Ehrenstein 4 *Dimyloides* vorliegt, besteht aufgrund der Zahnformel kein Zweifel. Bei einem Oberkieferfragment mit P^4-M^2 (BSP 1971 XXV 276, kein Beleg zu SCHMIDT-KITTLER l. c.) hat der P^4 einen schwachen Innenhügel und eine kleine mesiale Cingulumaufwölbung („Parastyl“), und der M^1 zeigt ebenfalls eine oberflächliche Mesostyl-Spaltung. Diese Ausführungen sollen zeigen, daß der Hinterinnenhügel des P^4 und die Spaltung des Metaconulus am M^1 keine absoluten diagnostischen Merkmale darstellen, sondern bis zu einem gewissen Grad unspezifische Variable sind.

Die zur Diskussion stehenden Funde liegen ausnahmslos in Gestalt isolierter Zähne vor, so daß die Bestimmung auf Größe und Formgebung der Einzelzähne beruhen muß. Für die drei oberoligozänen Faunen Egg.-Erdbeerhecke und Egg.-Mittelhart 1+2 repräsentieren die hier vorgestellten Funde die Gesamtheit der Dimyliden. Man kann also damit rechnen, daß mehr als ein Taxon vorliegt. In Ulm-Westtangente ist der leicht identifizierbare *Dimylus paradoxus* überaus zahlreich, und *Chainodus ulmensis* läßt sich ebenfalls sicher nachweisen. Alles was zu den Populationen dieser beiden Taxa nicht paßte, wurde als *Pseudocordylodon* cf. *vireti* bestimmt. Es ist keineswegs sicher, daß es sich bei dieser Restgruppe von Ulm-Westtangente um eine homogene Population handelt. Andererseits wären mehr als drei Dimylidentaxa in einer Fauna ungewöhnlich. Bei umfangreichen Faunen trifft man im allgemeinen einen Cordylodontinen und einen Dimylinen an.

Schon frühere Autoren machten auf die große morphometrische Variabilität der Dimylidenzähne aufmerksam. Dies kommt in den Diagrammen auch für *Pseudocordylodon vireti* und *rigassi* deutlich zum Ausdruck.

Da Dimyliden in oberoligozänen und untermiozänen Faunen meist spärlich auftreten, ist bei guter Dokumentation auch mit neuen Taxa zu rechnen. Für die vorliegenden Funde verbietet sich aber meines Erachtens die Benennung neuer Arten.

Im folgenden soll versucht werden, anhand der charakteristischen Zähne die Populationen bekannten Arten zuzuordnen. Die tabellarische Darstellung der statistischen Parameter ist hier nicht möglich, da nicht alle Zähne bestimmbar sind. Deshalb wurden die Maße der ± vollständigen und diagnostisch wichtigen Zähne im Materialnachweis einzeln dokumentiert.

Egg.-Erdbeerhecke: Zwei P_4 (SMNS 44768 D6, E6) lassen sich aufgrund ihres rundlichen Habitus als *Dimyloides* cf. *stehlini* bestimmen. Die drei anderen vollständigen sind schlanker und haben ein Talonid. Sie lassen sich als *Pseudocordylodon* cf. *vireti* ansprechen. Der P^4 hat einen Innenhügel und kein mesiales Basalhöckerchen. Für *Dimyloides* ist er nicht amblyodont genug. In Egg.-Erdbeerhecke sind wahrscheinlich zwei Dimyliden vertreten: *Dimyloides* cf. *stehlini* und *Pseudocordylodon* cf. *vireti*.

Egg.-Mittelhart 1: Nach den P_4 ist *Dimyloides* auszuschließen. Sie könnten zu *Pseudocordylodon* cf. *vireti* gehören. Der größere, flachkonische P^4 ohne Innenhügel und die beiden kleineren M_2 mit stärker reduziertem Talonid repräsentieren *Dimyloides* cf. *stehlini*. Die beiden kleineren P^4 mit Innenhügel und die drei größeren M_2 mit weniger reduziertem Talonid gehören zu einer *Pseudocordylodon*-Art. Die beiden Dimyliden von Egg.-Mittelhart 1 sind *Dimyloides* cf. *stehlini* und *Pseudocordylodon* sp. 1.

Egg.-Mittelhart 2: Alle P_4 haben ein Talonid. Ich halte es für wahrscheinlich, daß sie nur eine *Pseudocordylodon*-Art repräsentieren, die aber von den bisher bekannten verschieden ist. Alle Zähne, außer dem P^4, der einen kleinen Innenhügel hat, und dem kleinen P_1 gehören zu den größten. Es ist schwer vorstellbar, daß dieser kleine P^4 zur selben Art gehört. Er gleicht dem P^4 von *Pseudocordylodon* sp. 1 von Egg.-Mittelhart 1. Die größeren Zähne repräsentieren *Pseudocordylodon* sp. 2.

Ulm-Westtangente: Die P_1, P_4 und M_1 können zu *Pseudocordylodon* cf. *vireti* gehören, M_2 und P^4 passen aber nicht dazu. Sie müssen unbestimmt bleiben.

Alle Determinationen gelten nur mit Vorbehalt. Bei besser erhaltenen Neufunden aus ähnlichem stratigraphischen Niveau und aus der gleichen Region sollten die vorliegenden Populationen erneut berücksichtigt werden.

Dimylidae gen. et sp. indet.

Material und Maße

Stubersheim 3

SMNS 44777	C inf. dext. 1,34×0,91
Coll. WANNEMACHER, Stu 13	M^2 dext. 1,39×2,22

Aufgrund der allgemein recht ähnlichen Faunenzusammensetzung in Wintershof-West und Stubersheim 3 ist auch für die Stubersheimer Dimylidenfauna neben *Chainodus intercedens Plesiodimylus huerzeleri* bzw. *Plesiodimylus chantrei* zu erwarten. Die erstgenannte Form ist, wenn auch sehr spärlich, sicher nachgewiesen.

Für den vorliegenden M^2 ist die Zugehörigkeit zu *Chainodus* wie zu *Plesiodimylus* morphometrisch auszuschließen. Er hat ein tief gespaltenes Mesostyl, zwei markante Mesostylhöcker und deutlich getrennte Metaconus und Metaconulus. Damit gleicht dieses Exemplar in allen morphologischen Details *Dimylus paradoxus*, ist aber kürzer als die 74 M^2 dieser Art von Ulm-Westtangente (vgl. Abb. 4, Tab. 6). Bei M^2 von *Pseudocordylodon* und *Dimyloides* sind, soweit bekannt, Metaconus und Metaconulus ebenfalls getrennt. Alle mir bekannten Exemplare dieser beiden Taxa sind aber größer. Dieser M^2 repräsentiert wohl ein nicht näher bestimmbares superstites agenisches Taxon.

Der C inf., der allgemein nur zugeordnet werden kann, ist für *Chainodus intercedens* zu klein. Er könnte zu *Plesiodimylus* gehören. Ich halte es aber nicht für angebracht, anhand dieser Zahnposition, für die mir auch keine Vergleichsmaße zur Verfügung stehen, *Plesiodimylus* defintiv zu bestimmen.

Ergebnisse

Im folgenden seien die Ergebnisse, die sich für die einzelnen Taxa erarbeiten ließen, zusammenfassend dargestellt.

Didelphidae. – Die Beuteltiere sind hier durch Vertreter der Entwicklungslinie *Amphiperatherium exile* – *Amphiperatherium frequens* repräsentiert. Entwicklungstendenzen bestehen in der Reduktion des Postcingulids an den M_{1-3} und der stylaren Spitzen der M^{1+2} (siehe Tabelle 1+2). Auch an zahlenmäßig geringem Material lassen sich mittels dieser Kriterien die oberoligozänen Populationen von Eggingen-Erdbeerhecke, Eggingen-Mittelhart 1 und Ehrenstein 4 sicher von den agenischen aus Budenheim und Ulm-Westtangente und diese wiederum von der orleanischen Population von Stubersheim 3 unterscheiden.

Die oberoligozänen Funde gehören zu *Amphiperatherium exile,* die agenischen zu *A. frequens frequens.* Die kleine Population von Eggingen-Mittelhart 2 scheint hinsichtlich der oben genannten Reduktionen eine intermediäre Stellung zwischen den oberoligozänen und den agenischen Faunen einzunehmen. Die Determination kann nur *Amphiperatherium exile* seu *frequens* lauten.

Die Population von Stubersheim 3 repräsentiert ein höheres Evolutionsniveau als die agenischen. Für die sichere Unterscheidung der beiden in Frage kommenden orleanischen Subspezies *A. frequens wintershofense* und *A. frequens erkertshofense* reicht der Materialumfang nicht aus. Die Determination lautet daher *A. frequens wintershofense* seu *erkertshofense.*

Erinaceidae. – Im oberen Oligozän und im Agenium waren die Erinaceiden bislang ausschließlich durch *Amphechinus*-Arten, Angehörigen der Erinaceinae, vertreten. Die echinosoricinen Genera *Tetracus* und *Neurogymnurus* sind in post-mitteloligozänen Faunen nicht mehr nachweisbar. Die Echinosoricinen erscheinen in Mitteleuropa mit *Galerix* erst wieder im Orleanium. So gesehen ist das Vorkommen eines Echionosoricinen in der oberoligozänen Fauna von Hochheim-Flörsheim ein Novum. Erhaltungsbedingt lassen die spärlichen Funde aber nicht erkennen, ob Beziehungen zu den stratigraphisch älteren oder jüngeren Taxa bestehen. Aufgrund der das Oberoligozän und das ganze Agenium umfassenden Dokumentationslücke ist durchaus mit neuen Taxa zu rechnen. Das vorliegende Material gestattet keine nähere Determination.

Der früheste miozäne Nachweis von Rattenigeln in Mitteleuropa ist mit *Galerix aurelianensis* n.sp. aus der orleanischen Fauna von Stubersheim 3 erbracht. Diese Form läßt sich als Vorfahre von *Galerix stehlini,* der in la Grive gut belegt ist, interpretieren. *G. aurelianensis* wird im süddeutschen Raum relativ rasch durch den kleineren *Galerix symeonidisi* verdrängt, der einer anderen Entwicklungslinie angehört. Das mengenmäßige Verhältnis von *G. aurelianensis* zu *G. symeonidisi,* dargestellt in Tabelle 4, gibt die stratigraphische Relevanz beider Taxa zu erkennen. Das Vorkommen von *G. aurelianensis* in der Fauna von Stubersheim 3 ist ein weiterer Hinweis auf deren stratigraphisch intermediäre Stellung zwischen jenen von Wintershof-West und Petersbuch 2. In der Fauna von Wintershof-West gibt es noch keine Echinosoricinen. In Petersbuch 2 ist *G. symeonidisi,* der in Stubersheim 3 noch fehlt, zahlenmäßig schon gut belegt. *Galerix* ist im süddeutschen Raum in zwei Immigrationsphasen erschienen. Der erste Einwanderer ist *G. aurelianensis* von Stubersheim 3, der zweite *G. symeonidisi* von Petersbuch 2.

Im Oberoligozän sind *Amphechinus arvernensis,* im Agenium *A. edwardsi,* zwei offensichtlich nahe verwandte Formen, geographisch zwar weit verbreitet, zahlenmäßig aber nur dürftig belegt. Herkunft und weiteres Schicksal dieser Taxa sind weniger klar als bei den Echinosoricinen. Besondere Schwierigkeiten bereiten die postagenischen Erinaceinae. Spätestens ab dem Mittelmiozän ist mit *Mioechinus* zu rechnen, einem Genus, das nur anhand craniologischer Merkmale sicher von *Amphechinus* zu unterscheiden ist.

Metacodontidae. – Vertreter dieser Gruppe gehören zu den außerordentlich seltenen Insectivoren. Die Fauna von Ulm-Westtangente lieferte vergleichsweise viele Funde von *Plesiosorex* cf. *soricinoides,* der sich von den französischen Funden dieses Taxons durch den verkürzten Unterkieferrostralteil unterscheidet. Die Form von Ulm-Westtangente ist morphometrisch vom jüngeren *Plesiosorex germanicus* aus Viehhausen und von Plesiosorex *styriacus* aus dem steirischen Tertiär gut unterscheidbar.

Für die drei sehr großen M_1 aus der Fauna von Petersbuch 2 kann keine befriedigende Problemlösung geboten werden. Sie lassen sich nur mit Vorbehalten und vorläufig dem Genus *Plesiosorex* zuordnen.

Dimylidae. – Die Dimyliden gehören in manchen Faunen zu den dominierenden Vertretern der Insectivoren. So hat die Lokalität Ulm-Westtangente mit über 1200 Funden das reichste Material von *Dimylus paradoxus* überhaupt geliefert. Die Art ist im Agenium Süddeutschlands ein verbreitetes Faunenelement, das seit dem ersten Auftreten im Oberoligozän von Gaimersheim keine erkennbaren Veränderungen zeigt. Im Orleanium scheint *Dimylus paradoxus* von *Plesiodimylus* abgelöst worden zu sein. Mit der umfangreichen Population von Ulm-Westtangente ist die morphometrische Variabilität erfaßt.

Der Holotypus von *Cordylodon haslachensis,* der lange Zeit als verschollen galt und wiedergefunden wurde, wird vorgestellt. Es zeigt sich, daß das, was man bislang unter *Cordylodon* verstand, recht wenig mit diesem Genus zu tun hat. *Cordylodon haslachensis* ist kein „Cordylodontine“. Er hat weniger exoedaenodonte und weniger amblyodonte Zähne als der *Cordylodon* alter Auffassung, und sein Gebiß ist weniger zur malacophagen Ernährungsweise geeignet. *Cordylodon haslachensis* ist zahnmorphologisch eher ein überdimensionierter *Dimylus,* von dem er sich aber in der Zahnformel unterscheidet. Erstaunlich und unbefriedigend bleibt, daß *Cordylodon haslachensis* ausschließlich durch den Holotypus repräsentiert wird. Für den alten *Cordylodon* SCHLOSSERscher Prägung wurde das neue Genus *Chainodus* mit der Typusspezies *Ch. intercedens* von Wintershof-West geschaffen. Die bisher für *Cordylodon haslachensis* gehaltenen Funde von Halsach (exclusive Holotypus) und Eggingen gehören nun zu *Chainodus eggingensis,* die Neufunde von Ulm-Westtangente zu *Ch. ulmensis.* Bei letztgenannter Form scheint der Kauschwerpunkt mehr auf dem M_1, bei *Ch. eggingensis* mehr auf dem P_4 gelegen zu haben. Die Proportionsverschiebungen innerhalb des Gebisses und die Größenunterschiede sind Abb. 5a zu entnehmen.

Mit *Chainodus sulcatus* vom Oberen Eselsberg ist in unmittelbarer geographischer Nähe und wohl auch stratigraphisch nicht fern von Ulm-Westtangente eine Form nachgewiesen, die man bislang nur von Budenheim und aus dem Frankfurter Nordbassin kannte. Diese Form liegt metrisch zwischen *Ch. eggingensis* und *Ch. ulmensis* einerseits und dem orleanischen *Ch. intercedens* andererseits. Der Nachweis von *Ch. sulcatus* am Oberen Eselsberg macht wahrscheinlich, daß das Maxillarfragment aus der Faunula von Ulm-Uniklinik ebenfalls zu dieser Art, deren Maxillarbezahnung noch unbekannt ist, gehört. Es läßt sich zumindest keiner anderen Art mit bekannten Oberkieferzähnen zuordnen.

Die Fauna von Stubersheim 3 brachte erwartungsgemäß den im Orleanium vorkommenden *Chainodus intercedens.*

Erhebliche Probleme bereiten die Dimyliden der oberoligozänen Faunen von Eggingen-Mittelhart 1+2 und Eggingen-Erdbeerhecke. Bislang ist aus dem Oberoligozän Süddeutschlands *Exoedaenodus schaubi* und *Dimylus paradoxus* (nur zwei Zähne!) aus Gaimersheim und *Dimyloides stehlini,* eigentlich ein agenisches Taxon, aus Ehrenstein 4 bekannt. Nur mühsam lassen sich die spärlichen Funde mit den agenischen Genera *Pseudocordylodon* und *Dimyloides* in Beziehung setzen. Sicher ist nur, daß die oben genannten Faunen heterogen sind und jeweils zwei Dimylidentaxa beinhalten, die aus Mangel an diagnostisch relevanten Funden nicht sicher bestimmbar sind. Gleiches gilt für den dritten Dimyliden aus Ulm-Westtangente, der für die Zugehörigkeit zu *Dimylus paradoxus* zu groß und für den dortigen *Chainodus ulmensis* viel zu klein ist. Für diese Funde läßt derzeit keine überzeugende Lösung vorlegen. Eine Dokumentation der Funde und die Erläuterung der Probleme muß daher vorerst genügen.

Literatur

BAUDELOT, S. (1972): Etude des Chiroptères, Insectivores et Rongeurs du Miocène de Sansan (Gers). – Thèse Université Toulouse, **496**: 364 + XVI S., 90 Abb., 32 Tab., 16 Taf.; Toulouse.

BRUNET, M., HUGUENEY, M., JEHENNE, Y. (1981): Cournon-Les Souméroux: Un nouveau site à vertébrés d'Auvergne; sa place parmi les faunes de l'Oligocène supérieur d'Europe. – Géobios, **14/3**: 323–359, 71 Abb., 10 Tab.; Lyon.

BUTLER, P. M. (1956): Erinaceidae from the Miocene of East Africa. – Fossil Mammals of East Africa, **11**: 1–75, 18 Abb., 4 Taf.; London (British Mus., nat. Hist.).

– (1984): Macroscelidea, Insectivora and Chiroptera from the Miocene of East Africa. – Palaeovertebrata, **14**: 117–200, 25 Abb., 7 Tab.; Montpellier.

CROCHET, J.-Y. (1974): Les Insectivores des Phosphorites du Quercy. – Palaeovertebrata, **6/1–2**: 109–159, 14 Abb., 7 Tab., 1 Taf.; Montpellier.

– (1980): Les Marsupiaux du Tertiaire d'Europe. 279 S., 241 Abb., 40 Tab., 2 Taf.; Paris (Singer-Polignac).

– (1986): Insectivores pliocènes du Sud de la France (Languedoc-Roussillon) et du Nord-Est d'Espagne. – Palaeovertebrata, **6/3**: 145–171, 2 Abb., 1 Tab., 4 Taf.; Montpellier.

DIENEMANN, A. (1987): Die Gattungen *Eucricetodon* und *Pseudocricetodon* (Rodentia, Mammalia) aus dem Oligozän Süddeutschlands. – Abh. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., N.F. **165**: 158 S., 52 Abb., 13 Tab., 6 Taf.; München.

ENGESSER, B. (1972): Die obermiozäne Säugetierfauna von Anwil (Baselland). – Tätigkeitsber. Naturforsch. Ges. Baselland, **28**: 35–363, 134 Abb., 6 Tab., 38 Diagr., 6 Taf.; Liestal.

– (1976): Zum Milchgebiß der Dimyliden (Insectivora, Mammalia). – Eclogae geol. Helv., **69/3**: 795–808, 3 Taf.; Basel.

– (1979): Relationships of some Insectivores and Rodents from the Miocene of North America and Europe. – Bull. Carnegie Mus. Pittsburgh, **14**: 68 S., 12 Abb., 1 Tab., 20 Taf.; Pittsburgh.

– (1980): Insectivora und Chiroptera (Mammalia) aus dem Neogen der Türkei. – Schweizer Paläont. Abh., **102**: 45–149, 76 Abb., 8 Tab.; Basel.

FAHLBUSCH, V. (1976): Report on the International Symposium on mammalian stratigraphy of the European Tertiary. – Newsl. Stratigr. **5** (2/3): 160–167, 1 Tab.; Berlin, Stuttgart.

– (1981): Miozän und Pliozän – Was ist was? Zur Gliederung des Jungtertiärs in Süddeutschland. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **21**: 121–127, 1 Tab.; München.

FILHOL, H. (1890): Etudes sur les Mammifères fossiles de Sansan. – Ann. Sci. Géol., **21**: 1–305; Paris.

FRAAS, O. (1870): Die Fauna von Steinheim. Mit Rücksicht auf die miocenen Säugethier- und Vogelreste des Steinheimer Beckens. – 54 S., 11 Taf.; Stuttgart.

GIBERT, J. (1975): New Insectivores from the Miocene of Spain. – Proc. Kon. Nederl. Akad. Wet., B, **78**: 108–133, 2 Tab., 3 Taf.; Amsterdam.

HEISSIG, K. (1978): Fossilführende Spaltenfüllungen Süddeutschlands und die Ökologie ihrer oligozänen Huftiere. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **18**: 237–288, 7 Abb.; München.

HEIZMANN, E. P. J. (1983): Die Gattung *Cainotherium* (Cainotheriidae) im Orleanium und im Astaracium Süddeutschlands. – Eclogae geol. Helv., **76** (3): 781–825, 17 Abb.; Basel.

HEIZMANN, E. P. J., GINSBURG, L., BULOT, Ch. (1980): *Prosansanosmilus peregrinus,* ein neuer machairodontider Felide aus dem Miozän Deutschlands und Frankreichs. – Stuttgarter Beitr. Naturk., Ser. B, **58**: 27 S., 7 Abb., 2 Taf.; Stuttgart.

HEIZMANN, E. P. J., BLOOS, G., BÖTTCHER, R., WERNER, J., ZIEGLER, R. (1989): Ulm-Westtangente und Ulm-Uniklinik: Zwei neue Wirbeltier-Faunen aus der Unteren Süßwasser-Molasse (Untermiozän) von Ulm (Baden-Württemberg). Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **153**: 14 S., 6 Abb.; Stuttgart.

HUGUENEY, M. (1974): Gisements de Petits Mammifères dans la région de Saint-Gérand-le Puy. (Stratigraphie relative). – Rev. Sci. Bourbonnais, **1974**: 52–68, 7 Abb.; Moulins.

HÜRZELER, J. (1944): Beiträge zur Kenntnis der Dimylidae. – Schweiz. Palaeont. Abh., **65**: 1–44, 45 Abb.; Basel. – [1944 a]

– (1944): Über einen dimyloiden Erinaceiden (*Dimylechinus* nov. gen.) aus dem Aquitanien der Limagne. – Eclogae geol. Helv., **37**: 460–467, 13 Abb.; Basel. – [1944 b]

JANOSSY, D. (1972): Middle Pliocene Microvertebrate Fauna from the Osztramos Loc. 1 (Northern Hungary). – Ann. hist.-nat. Mus. natl. Hung., **64**: 27–50, 4 Abb., 3 Taf.; Budapest.

KOENIGSWALD, W. v. (1970): *Peratherium* (Marsupialia) im Ober-Oligozän und Miozän von Europa. – Abh. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl., N.F., **144**: 79 S., 63 Abb., 1 Taf.; München.

KORMOS, T. (1926): *Amblycoptus oligodon* n.g. und n.sp., eine neue Spitzmaus aus dem ungarischen Pliozän. – Ann. hist.-nat. Mus. natl. Hung., **24**: 352–391, Taf. 3; Budapest.

LAVOCAT, R. (1951): Révision de la faune des Mammifères oligocènes d'Auvergne et du Velay. – 153 S., 26 Taf.; Paris (Sciences et Avenir).

LARTET, E. (1851): Notice sur la Colline de Sansan. – Ann. Départ. Gers, **1**: 1–47; Auch.

MEIN, P. (1958): Les mammifères de la faune sidérolithique de Vieux-Collonges. – Nouv. Arch. Mus. Hist. Natur. Lyon, **5**: 122 S., 172 Abb.; Lyon.

– (1975): Résultats du Groupe de Travail des Vertébrés. – Report on Activity of the R. C. M. N. S. Working Groups (1971–1975): 78–81, 1 Tab.; Bratislava.

MEYER, H. v. (1846): Mittheilungen an Professor Bronn. – N. Jb. Min. Geol. Pal.: 462–476; Stuttgart.

– (1859): Mittheilungen an Professor Bronn. – N. Jb. Min. Geol. Pal.: 172–177; Stuttgart.

– (1865): Mittheilungen an Professor Bronn. – N. Jb. Min. Geol. Pal.: 215–221; Stuttgart.

MOJON, P.-O., ENGESSER, B., BERGER, J.-P., BUCHER, H., WEIDMANN, M. (1985): Sur l'âge de la Molasse d'Eau douce inférieur de Boudry NE. – Eclogae geol. Helv., **78/3**: 631–667, 18 Abb.; Basel.

MÜLLER, A. (1967): Die Geschichte der Familie Dimylidae (Insectivora, Mamm.) auf Grund der Funde aus tertiären Spaltenfüllungen Süddeutschlands. – Abh. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl., N.F., **129**: 93 S., 19 Abb., 42 Tab., 3 Taf.; München.

MUNTHE, J., WEST, R. M. (1980): Insectivora of the Miocene Daud Khel Local Fauna, Miauwali District, Pakistan. – Milwaukee Public Museum Contrib. Biol. Geol., **38**: 17 S., 5 Abb., 1 Tab.; Milwaukee.

SCHAUB, S., HÜRZELER, J. (1948): Die Säugetierfauna des Aquitanien vom Wischberg bei Langenthal. – Eclogae Geol. Helv., **41**: 354–366, 4 Abb.; Basel.

SCHLOSSER, M. (1887): Die Affen, Lemuren, Chiropteren, Insektivoren, Marsupialier, Creodonten und Carnivoren des Europäischen Tertiärs und deren Beziehungen zu ihren lebenden und fossilen außereuropäischen Verwandten. I. Theil. – Beitr. Paläont. Österr.-Ungarns u. d. Orients, **6/1+2**: 1–224, Taf. 1–14; Wien.

SCHMIDT-KITTLER, N. (1973): *Dimyloides*-Neufunde aus der oberoligozänen Spaltenfüllung „Ehrenstein 4" (Süddeutschland) und die systematische Stellung der Dimyliden (Insectivora, Mammalia). – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **13**: 125–139, 10 Abb., 1 Taf.; München.

– (1987, ed.): International Symposium on Mammalian Biostratigraphy and Paleoecology of the European Paleogene – Mainz, February 18th–21st 1987. – Münchner Geowiss. Abh., A, **10**: 1–312, 111 Abb., 32 Tab., 13 Taf.; München.

Schötz, M. (1985): Die Dimyliden (Mammalia, Insectivora) aus der Kiesgrube Maßendorf (Obere Süßwassermolasse Niederbayerns). – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **25**: 95–130, 20 Abb.; München.

– (1988): Die Erinaceiden (Mammalia, Insectivora) aus Niederaichbach und Maßendorf (Obere Süßwassermolasse Niederbayerns). – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **28**: 65–87, 17 Abb.; München.

– (1989): Die *Plesiosorex*-Funde aus der Kiesgrube Maßendorf (Obere Süßwassermolasse Niederbayerns). – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **29**: 141–157, 9 Abb.; München.

Seemann, I. (1938): Die Insektenfresser, Fledermäuse und Nager aus der obermiocänen Braunkohle von Viehhausen bei Regensburg. – Palaeontographica, A, **89**: 56 S., 35 Abb., Taf. 1; Stuttgart.

Stephan-Hartl, R. (1972): Die altmiozäne Säugetierfauna des Nordbassin und der Niederräder Schleusenkammer (Frankfurt/M., Hessen) und ihre stratigraphische Stellung. – Abh. hess. Landesamt Bodenforsch., **64**: 97 S., 16 Abb., 11 Tab., 24 Taf.; Wiesbaden.

Storch, G. (1988): Insectivora (Mammalia) aus dem Kalktertiär (Ober-Oligozän – Unter-Miozän) des Mainzer Beckens. – Geol. Jb., A, **110**: 337–343, 1 Abb.; Hannover.

Stromer, E. (1940): Die jungtertiäre Fauna des Flinzes und des Schweiß-Sandes von München. Nachträge und Berichtigungen. – Abh. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl., N.F., **48**: 102 S., 2 Abb., 3 Taf.; München.

Thenius, E. (1949): Zur Revision der Insektivoren des steirischen Tertiärs. Beiträge zur Kenntnis der Säugetierreste des steirischen Tertiärs II. – Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl., Abt. I, **159** (9/10): 671–693, 5 Abb., 5 Tab.; Wien.

Tobien, H. (1939): Die Insektenfresser und Nagetiere aus der aquitanen Spaltenfüllung bei Tomerdingen (Ulmer Alb). – Ber. Naturforsch. Ges. Freiburg, **36**: 159–180, 1 Taf.; Naumburg.

– (1987): Bemerkungen zur Altersstellung der altmiozänen Säugerfauna von Frankfurt/Nordbassin und der präbasaltischen Sedimentfolgen im Untergrund von Frankfurt am Main. – Geol. Jb. Hessen, **115**: 205–216, 1 Abb., 1 Tab.; Wiesbaden.

Viret, J. (1929): Les faunes de Mammifères de l'Oligocène supérieur de la Limagne Bourbonnaise. – Ann. Univ. Lyon., N. S. I, **47**: 328 S., 32 Taf.; Lyon.

– (1938): Étude sur quelques Erinacéidés fossiles spécialement sur le genre Palaerinaceus. – Trav. Lab. géol. Fac. Sci. Lyon., **34**/28: 5–32, 12 Abb., 1 Taf.; Lyon.

– (1940): Étude sur quelques Erinacéidés fossiles, genres Plesiosorex, Lanthanotherium. – Trav. Lab. géol. Fac. Sci. Lyon., **39**/28: 33–65, 20 Abb., 1 Taf.; Lyon.

– (1946): Sur un nouvelle exemplaire de Plesiosorex soricinoides Blainv. des argiles stampiennes de Marseille-Saint-André. – Eclogae geol. Helv., **39**: 314–317, 2 Abb.; Basel.

Wegner, R. N. (1913): Tertiär und umgelagerte Kreide bei Oppeln (Oberschlesien). – Palaeontographica, **60**: 175–274, 35 Abb., Taf. 9–15; Stuttgart.

Werner, J. (in Vorbereitung): Beiträge zur Biostratigraphie der Unteren Süßwasser-Molasse Süddeutschlands. Rodentia und Lagomorpha (Mammalia) aus den Fundstellen der Ulmer Gegend. –

Wilson, R. W. (1960): Early-Miocene Rodents and Insectivores from Northeastern Colorado. – Paleont. Contr. Univ. Kansans, Vertabrata, **7**: 92 S., 131 Abb.; Lawrence/Kansas.

Wu, W. (1982): Die Cricetiden (Mammalia, Rodentia) aus der Oberen Süßwasser-Molasse von Puttenhausen (Niederbayern). – Zitteliana, **9**: 37–80, 16 Abb., 3 Tab., 3 Taf.; München.

Ziegler, R. (1983): Odontologische und osteologische Untersuchungen an Galerix exilis (Blainville) (Mammalia, Erinaceidae) aus den miozänen Ablagerungen vom Steinberg und Goldberg im Nördlinger Ries (Süddeutschland). – Diss. Univ. München (Fotodruck): 224 S., 189 Abb., 57 Tab., 15 Taf.; München.

– (1989): Heterosoricidae und Soricidae (Insectivora, Mammalia) aus dem Oberoligozän und Untermiozän Süddeutschlands. – Stuttgarter Beitr. Naturk., B 154: 74 S., 9 Abb., 6 Tab., 6 Taf.; Stuttgart.

Ziegler, R. & Fahlbusch, V. (1986): Kleinsäuger-Faunen aus der basalen Oberen Süßwasser-Molasse Niederbayerns. – Zitteliana, **14**: 3–80, 31 Abb., 17 Tab., 10 Taf.; München.

Anschrift des Verfassers:

Dr. R. Ziegler, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1.

Tafel 1

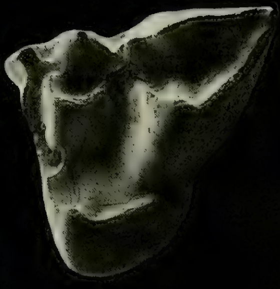
*Amphiperatherium exile (*Gervais), Ehrenstein 4
Fig. 1. M^1 sin., occlusal; BSP 1971 XXV 222.
Fig. 2. M^2 sin., occlusal; BSP 1971 XXV 233.

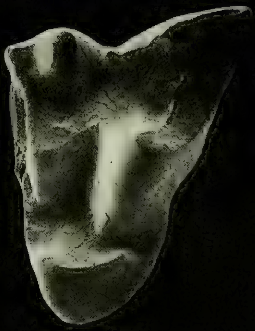
*Amphiperatherium exile (*Gervais), Eggingen-Mittelhart 1
Fig. 3. M^2 sin., occlusal; BSP 1983 XXII 467.
Fig. 4. D^3 sin., occlusal; SMNS 44660 I1.

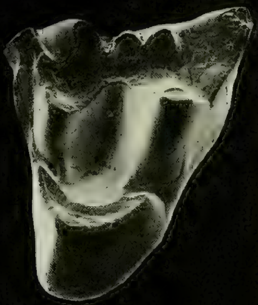
*Amphiperatherium exile (*Gervais) seu *frequens* (H. v. Meyer)
Fig. 5. M^4 sin., occlusal; Eggingen-Mittelhart 2, SMNS 44661 G1

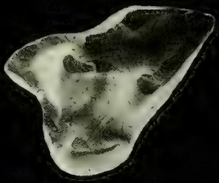
Amphiperatherium frequens frequens (H. v. Meyer), Ulm-Westtangente
Fig. 6. M^1 dext., occlusal; SMNS 44659 K2.
Fig. 7. M^2 dext., occlusal; SMNS 44659 M1.
Fig. 8. M^3 sin., occlusal; SMNS 44659 N1.
Fig. 9. M^4 sin., occlusal; SMNS 44659 P1.

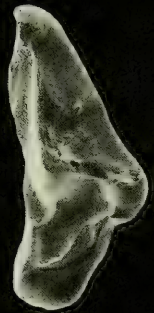
Vergrößerung ca. ×16.

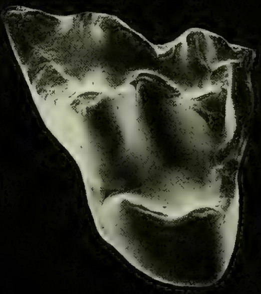

1

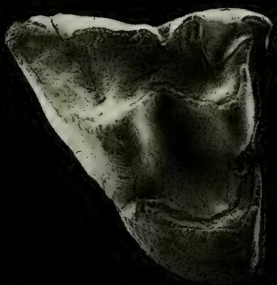

2

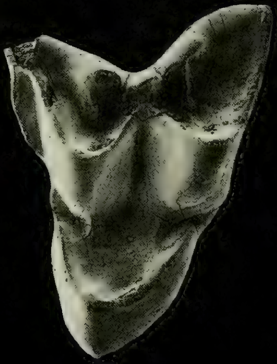

3

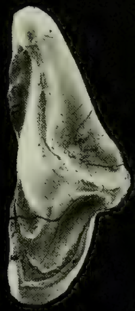

4


5


6


7


8


9

Tafel 2

Galerix aurelianensis n.sp., Erkertshofen 2

Fig. 1. Unterkieferfragm. sin. mit P_2–M_2, Holotypus, a. labial, b. occlusal; BSP 1974 XIV 161. – Ca.×4.

Galerix aurelianensis n.sp., Petersbuch 2

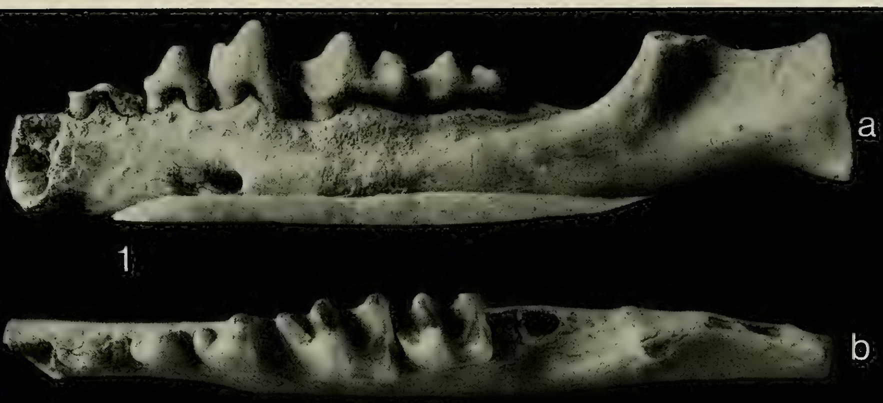
Fig. 2. P^3 sin., occlusal; SMNS 44744 E1. – Ca. ×10.
Fig. 3. P^4 sin., occlusal; SMNS 44744 E2. – Ca. ×10.
Fig. 4. Oberkieferfragm. sin. mit. M^1-M^2, occlusal; SMNS 44744 G1. – Ca. ×10.
Fig. 5. D_4 sin., occlusal; BSP 1976 XXII 3704. – Ca. ×10.
Fig. 6. D^3 sin., occlusal; BSP 1976 XXII 3689. – Ca. ×10.
Fig. 7. M^3 sin., occlusal; BSP 1976 XXII 2543. – Ca. ×10.

Galerix aurelianensis n.sp., Stubersheim 3

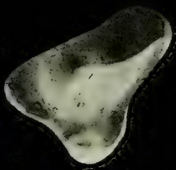
Fig. 8. M^2 dext., occlusal; SMNS 44746 G1. – Ca. ×10.
Fig. 9. M^1 dext., occlusal; SMNS 44746 F1. – Ca. ×10.

Echinosoricinae gen. et sp. indet., Hochheim-Flörsheim

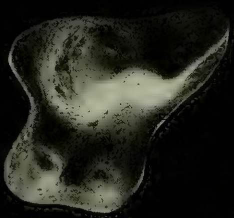
Fig. 10. M_1 sin., occlusal; SMF 87/73. – Ca. ×10.



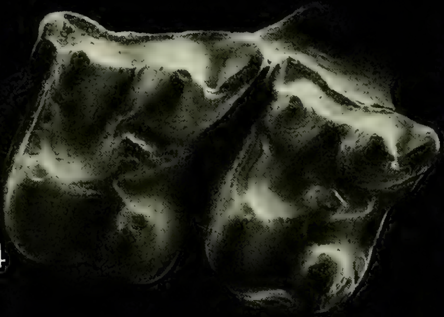
1



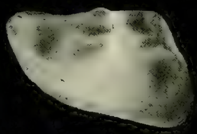
2



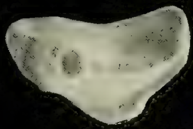
3



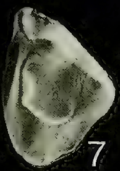
4



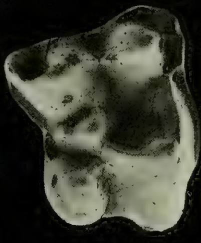
5



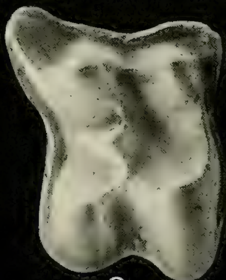
6



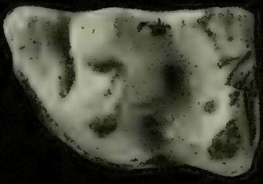
7



8



9

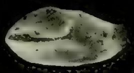


10

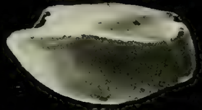
Tafel 3

Amphechinus arvernensis (Blainville), Eggingen-Mittelhart 1
Fig. 1. I_3 sin., occlusal; SMNS 44747 B4. – Ca. ×10.
Fig. 2. C inf. sin., occlusal; BSP 1983 XXII 535. – Ca. ×10.
Fig. 3. P_4 dext., labial; SMNS 44747 A1. – Ca. ×10.
Fig. 4. M_2 sin., occlusal; SMNS 44747 B1. – Ca. ×10. [?*Amphechinus robustus* (Lavocat)]
Fig. 5. M_3 sin., occlusal; SMNS 44747 C2. – Ca. ×10. [?*Amphechinus robustus* (Lavocat)]
Fig. 6. D^3 dext., occlusal; SMNS 44747 E1. – Ca. ×10.
Fig. 7. M^2 sin., occlusal; BSP 1983 XXII 530. – Ca. ×10.
Fig. 8. M^3 sin., occlusal; SMNS 44747 H3. – Ca. ×10.

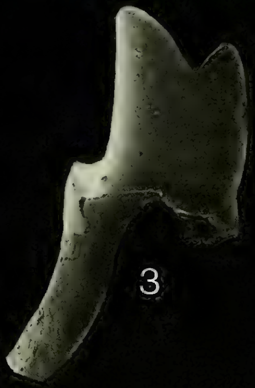
Amphechinus sp. 1 & sp. 2, Petersbuch 2
Fig. 9. P^4 sin., occlusal, sp. 1; SMNS 44749.1. – Ca. ×10.
Fig. 10. M^1 sin., occlusal, sp. 1; SMNS 44749.2. – Ca. ×10.
Fig. 11. M^2 sin., occlusal, sp. 2; SMNS 44749.3. – Ca. ×10.



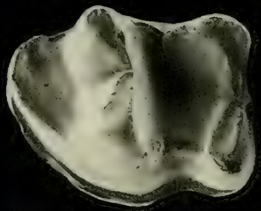
1



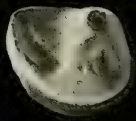
2



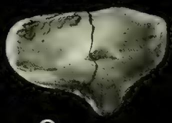
3



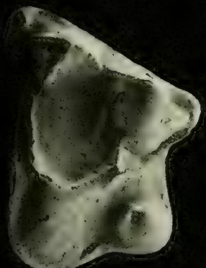
4



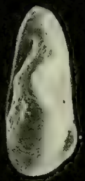
5



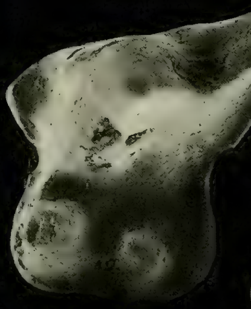
6



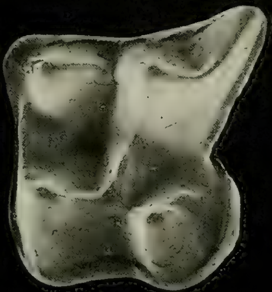
7



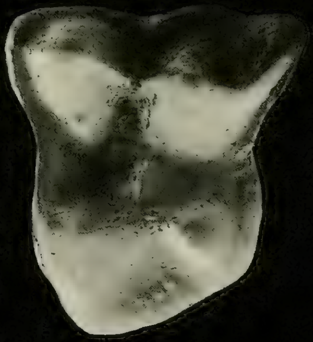
8



9



10

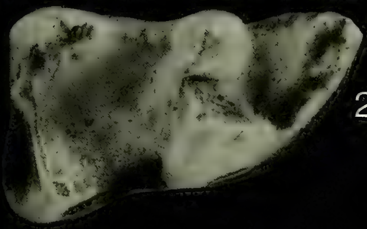


11

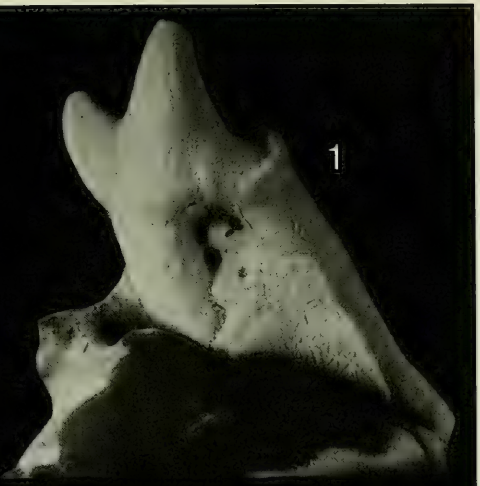
Tafel 4

Amphechinus edwardsi (FILHOL), Weisenau
Fig. 1. P_4 sin., labial; SMF 87/92. – Ca. ×10.
Fig. 2. M_1dext., occlusal; SMF 87/96. – Ca. ×10.
Fig. 3. M^1 sin., occlusal; SMF 87/86. – Ca. ×10.
Fig. 4. M^2 dext., occlusal; SMF 87/91. – Ca. ×10.

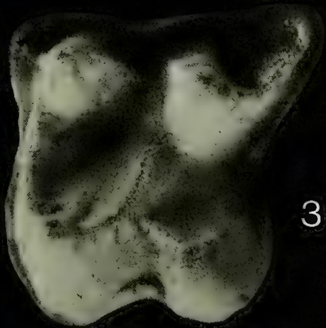
Plesiosorex cf. *soricinoides* (BLAINVILLE), Ulm-Westtangente
Fig. 5. P^3 sin., lingual; SMNS 44740. – Ca. ×10.
Fig. 6. P_4 sin., lingual; SMNS 44742.2. – Ca. ×10.
Fig. 7. Unterkieferfragm. sin. mit P_4-M_2, a. occlusal, b. labial; SMNS 44739. – Ca. ×6,5.



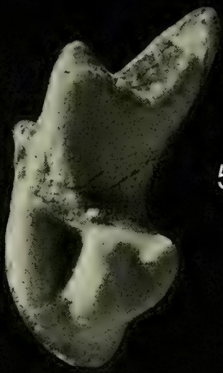
2



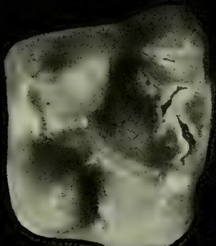
1



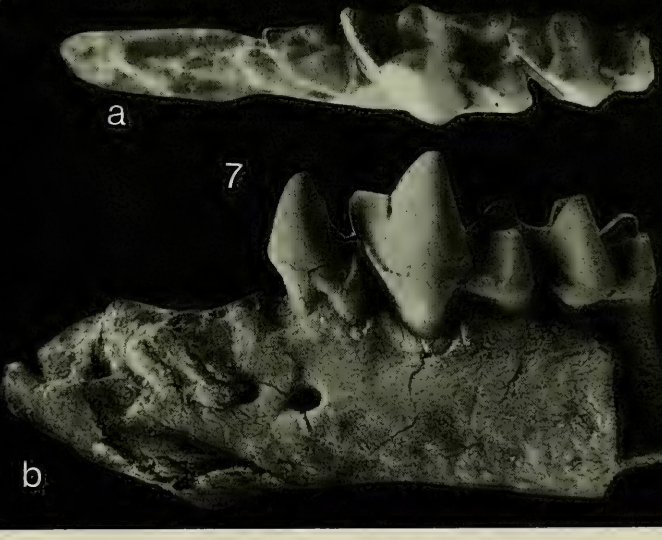
3



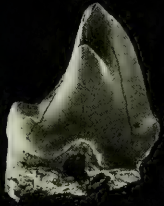
5



4



7



6

Tafel 5

Plesiosorex cf. *soricinoides* (Blainville), Ulm-Westtangente

Fig. 1. Unterkieferfragm. dext. mit M_1-M_2, lingual, mit Labialseite in Sediment eingebettet; SMNS 44733. – Ca. ×6,5.

Fig. 2. P^4 dext., lingual, distal beschädigt; SMNS 44741. – Ca. ×10.

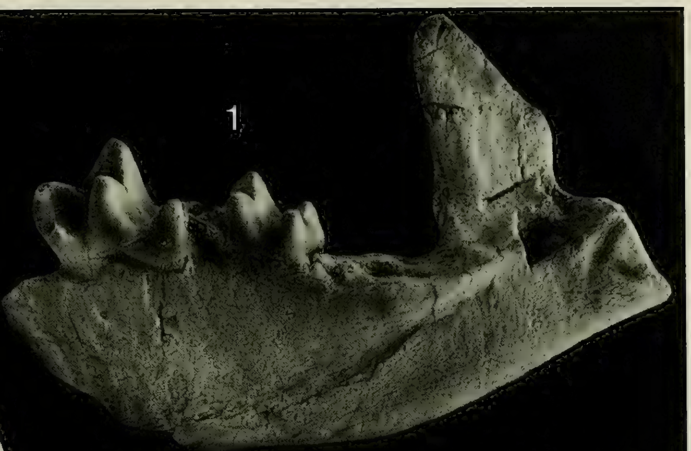
?*Plesiosorex* n.sp., Petersbuch 2

Fig. 3. M_1 sin., occlusal; BSP 1976 XXII 2617. – Ca. ×10.

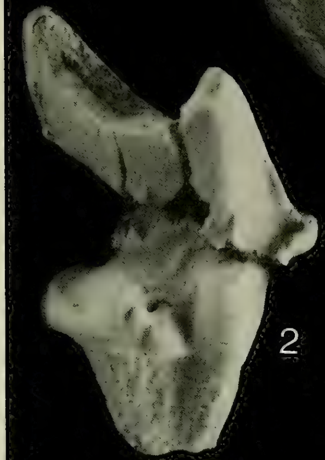
Fig. 4. M_1 dext., occlusal; BSP 1976 XXII 2619. – Ca. ×10.

Fig. 5. M_1 dext., labial; BSP 1976 XXII 2618. – Ca. ×10.

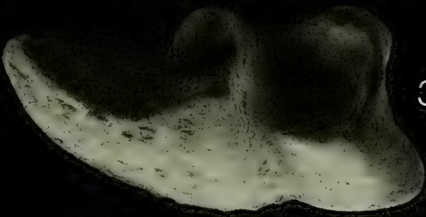
Fig. 6. Unterkieferfragm. sin. mit M_3, labial; SMNS 44748. – Ca. ×6,5.



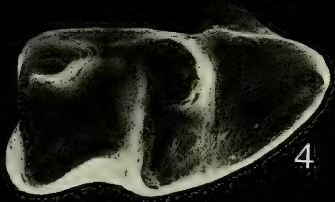
1



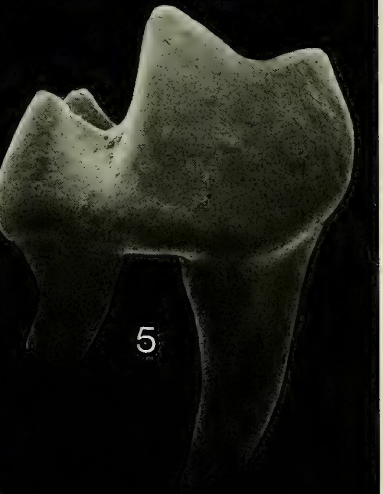
2



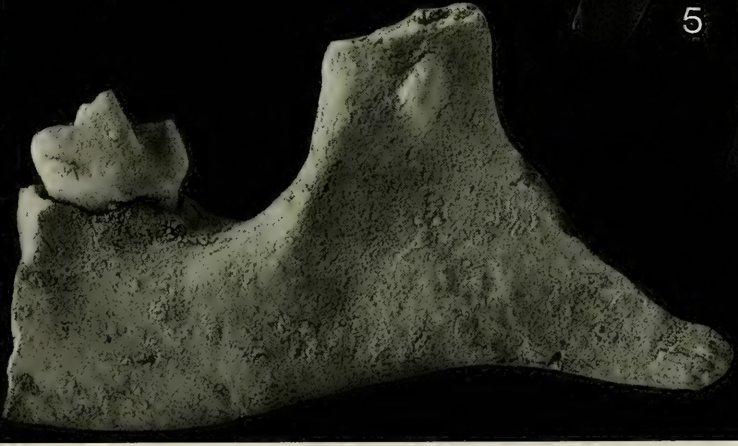
3



4



5

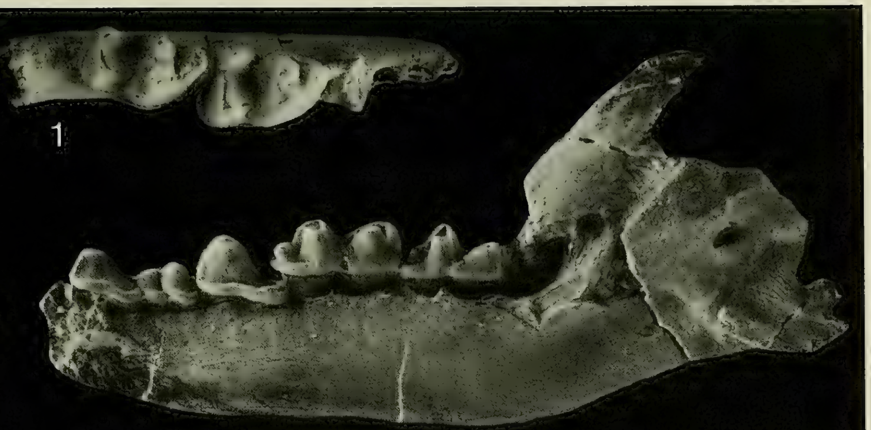


6

Tafel 6

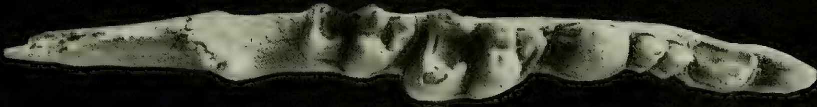
Dimylus sp., Haslach
Fig. 1. Unterkieferfragm. dext. mit M_1-M_2, occlusal; SMNS 44786. – Ca. ×7.

Dimylus paradoxus H. v. Meyer, Ulm-Westtangente
Fig. 2. Unterkiefer dext. mit P_1-M_2, lingual; SMNS 44519. – Ca. ×7.
Fig. 3. Unterkiefer dext. mit C-M_2, a. occlusal, b. labial; SMNS 44760. – Ca. ×7.
Fig. 4. C. inf. sin., occlusal; SMNS 44773 E1. – Ca. ×13.
Fig. 5. C inf. sin., labial; SMNS 44773 E2. – Ca. ×13.
Fig. 6. C inf. sin., lingual; SMNS 44773 E3. – Ca. ×13.
Fig. 7. P_1 sin., occlusal; SMNS 44759 F10. – Ca. ×13.
Fig. 8. P_1 sin., labial SMNS 44759 E2. – Ca. ×13.
Fig. 9. P_4 sin., occlusal; SMNS 44759 A3. – Ca. ×13.
Fig. 10. P_4 sin., labial; SMNS 44759 A6. – Ca. ×13.



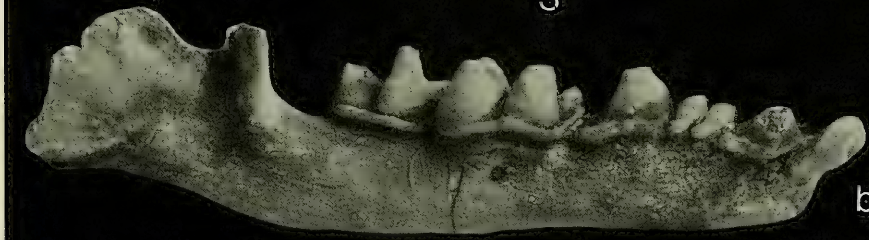
1

2

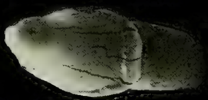


a

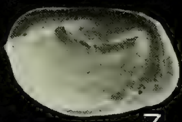
3



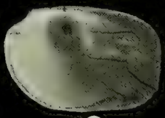
b



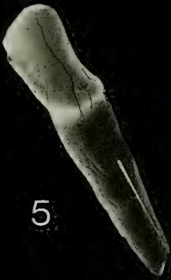
4



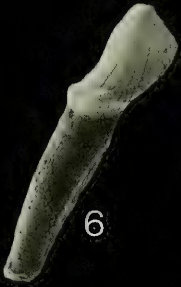
7



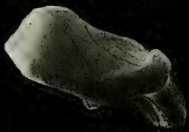
9



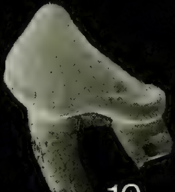
5



6



8



10

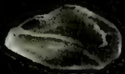
Tafel 7

Dimylus paradoxus H. v. MEYER, Ulm-Westtangente

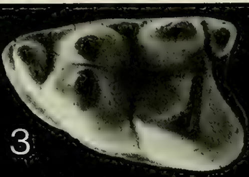
Fig. 1. $D_{2,3}$ sin., occlusal; SMNS 44775 E1. – Ca. ×13.
Fig. 2. D_4 sin., occlusal; SMNS 44775 A1. – Ca. ×13.
Fig. 3. M_1 sin., occlusal; SMNS 44757 A3. – Ca. ×13.
Fig. 4. M_1 sin., labial; SMNS 44757 A4. – Ca. ×13.
Fig. 5. M_2 sin., occlusal; SMNS 44758 A1. – Ca. ×13.
Fig. 6. M_2 sin., labial; SMNS 44758 A6. – Ca. ×13.
Fig. 7. P^4 sin., occlusal; SMNS 44763 A3. – Ca. ×13.
Fig. 8. P^4 sin., lingual; SMNS 44763 C1. – Ca. ×13.
Fig. 9. M^1 sin., occlusal; SMNS 44761 C11. – Ca. ×13.
Fig. 10. M^2 sin., occlusal; SMNS 44762 A8.– Ca. ×13.
Fig. 11. $D^{2,3}$ sin., occlusal; SMNS 44775 A5. – Ca. ×13.

Cordylodon haslachensis H. v. MEYER, Halsach

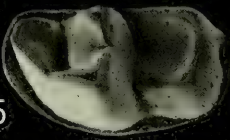
Fig. 12. Unterkieferfragm. dext. mit C, P_3-M_2, Holotypus, a. lingual, b. occlusal, C inf. fälschlich an Stelle des P_1; SMNS 3960. – Ca. ×6,5.



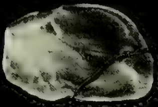
1



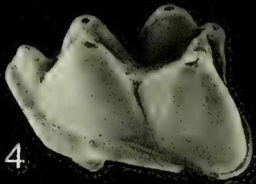
3



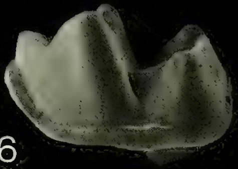
5



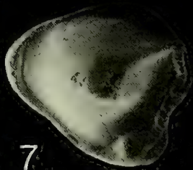
2



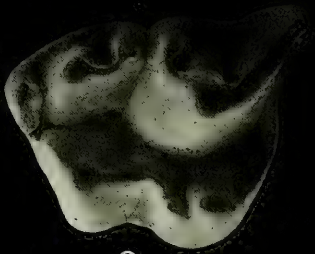
4



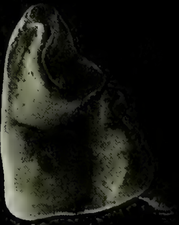
6



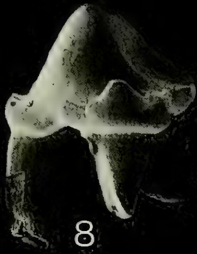
7



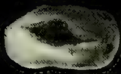
9



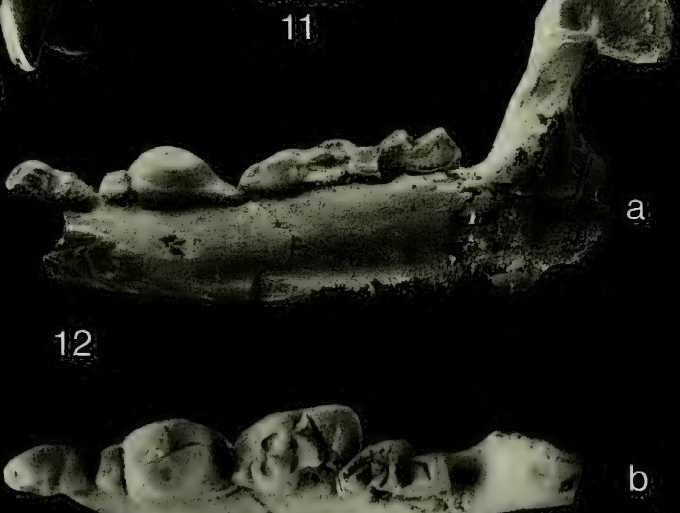
10



8



11



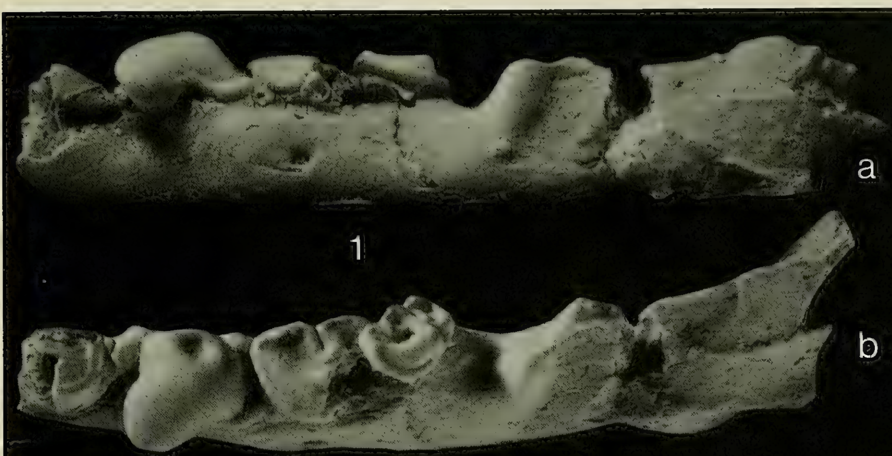
12

Tafel 8

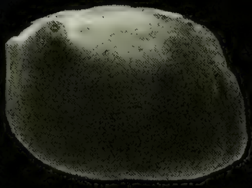
Chainodus eggingensis n.g. n.sp., Eggingen (= Eckingen)
Fig. 1. Unterkieferfragm. sin. mit P_1-Fragm.-M_2, Holotypus, a. labial, b. occlusal; BSP 1881 IX 1. – Ca. ×6,5.

Chainodus ulmensis n.g. n.sp., Ulm-Westtangente
Fig. 2. P_1 sin., occlusal; SMNS 44766 A2. – Ca. ×13.
Fig. 3. P_4 dext., Holotypus, occlusal; SMNS 44766 D4. – Ca. ×13.
Fig. 4. P_4 sin., occlusal; SMNS 44766 D6. – Ca. ×13.
Fig. 5. M_1 sin., occlusal; SMNS 44766 E1. – Ca. ×13.
Fig. 6. M_2 sin., occlusal; SMNS 44766 H2. – Ca. ×13.

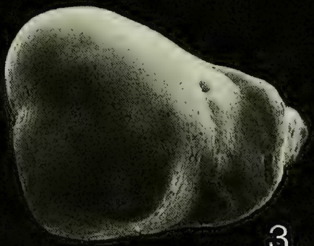
Chainodus cf. *ulmensis* n.g. n.sp., Ulm-Westtangente (Brücke)
Fig. 7. P_4 dext., occlusal; SMNS 44781.2. – Ca. ×13.



1



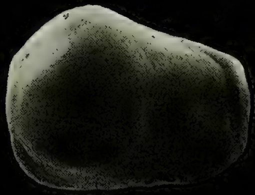
2



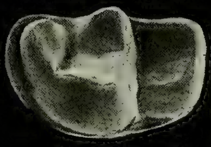
3

4

5



7



6

Tafel 9

Chainodus ulmensis n.g. n.sp., Ulm-Westtangente

Fig. 1. P^4 sin., occlusal; SMNS 44766 B8. – Ca. ×13.

Fig. 2. M^1 sin., occlusal; SMNS 44766 D7. – Ca. ×13.

Fig. 3. M^2 dext., occlusal; SMNS 44766 E9. – Ca. ×13.

Chainodus sp., Ulm-Uniklinik

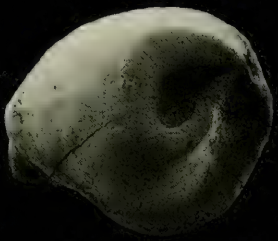
Fig. 4. Oberkieferfragm. sin. mit P^2-M^2 in Sedimentblock, occlusal; SMNS 42816. – Ca. ×6,5.

Chainodus sulcatus (Stephan-Hartl), Oberer Eselsberg

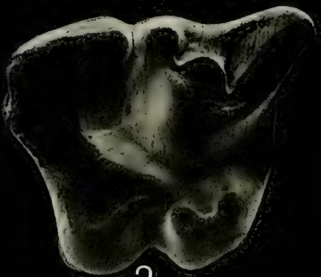
Fig. 5. Unterkieferfragm. sin. mit P_1-M_2, mit der Lingualhälfte in Sediment eingebettet, a. occlusal, b. labial; SMNS 10798. – Ca. ×6,5.

Chainodus intercedens (Müller), Stubersheim 3

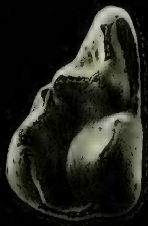
Fig. 6. Gesichtsschädelfragm. mit C-P^4 sin. und P^3-M^1 dext., occlusal; SMNS 44776. – Ca. ×6,5.



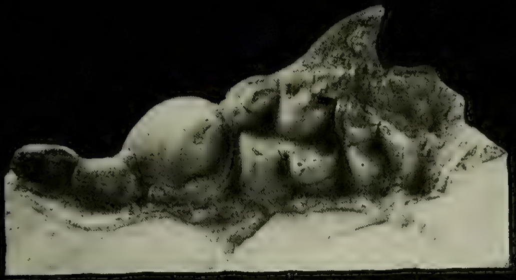
1



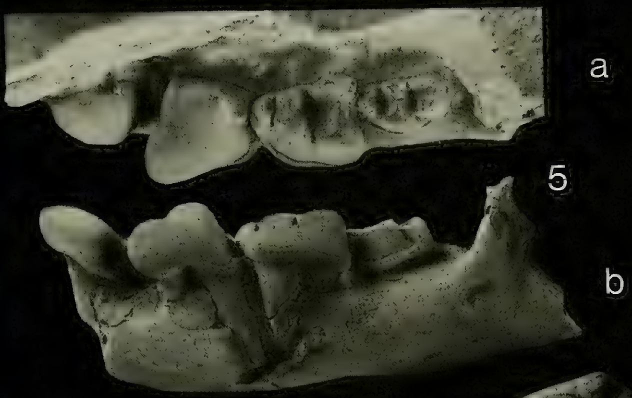
2



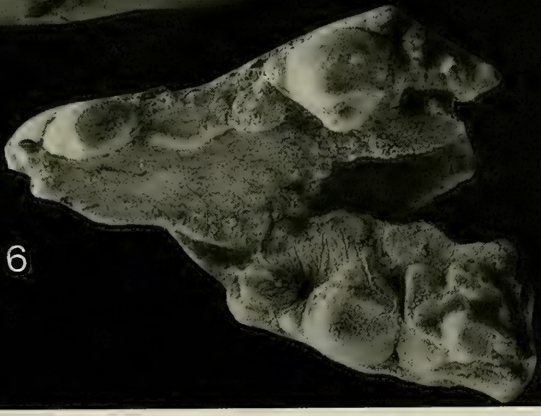
3



4



5



6

Tafel 10

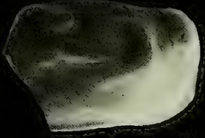
Dimylidae gen. et sp. indet., Ulm-Westtangente
Fig. 1. D_4 dext., occlusal; SMNS 44767 B4.
Fig. 2. M_2 dext., occlusal; SMNS 44767 D3.
Fig. 3. P^4 sin., occlusal; SMNS 44767 G1.

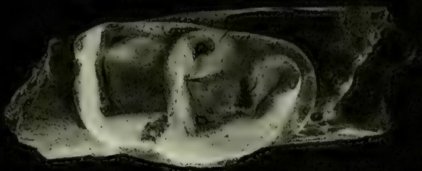
Pseudocordylodon cf. *vireti* HÜRZELER, Ulm-Westtangente
Fig. 4. P_1 dext., occlusal; SMNS 44767 A2.
Fig. 5. P_4 dext., occlusal; SMNS 44767 B2.
Fig. 6. M_1 dext., occlusal; SMNS 44767 C2.

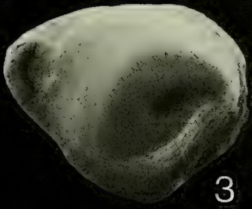
Pseudocordylodon sp. 1, Eggingen-Mittelhart 2
Fig. 7. P^4 dext., occlusal; SMNS 44770 D7.

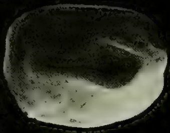
Pseudocordylodon sp. 2, Eggingen-Mittelhart 2
Fig. 8. P_4 sin., occlusal; SMNS 44770 C1.
Fig. 9. M^1 sin., occlusal; SMNS 44770 E7.
Fig. 10. M^2 dext., occlusal; SMNS 44770 H7.

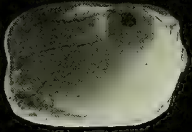
Vergrößerung ca. ×13.

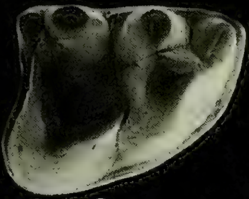

1

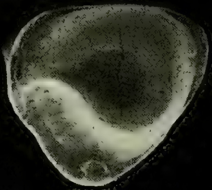

2

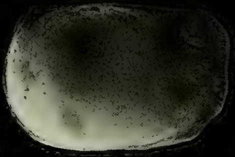

3

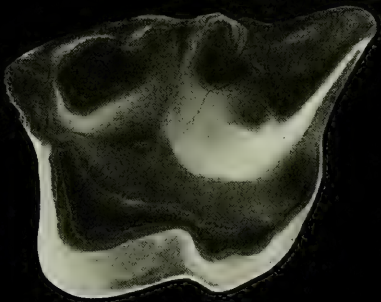

4

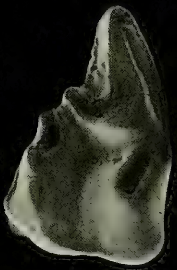

5


6


7


8


9


10

Tafel 11

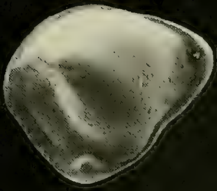
Pseudocordylodon cf. *vireti* Hürzeler, Eggingen-Erdbeerhecke
Fig. 1. P^4 dext., occlusal; SMNS 44768 E1.
Fig. 2. P_4 dext., occlusal; SMNS 44768 E7.

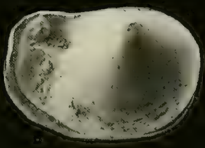
Dimyloides cf. *stehlini* Hürzeler, Eggingen-Erdbeerhecke
Fig. 3. P_4 dext., occlusal; SMNS 44768 E6.

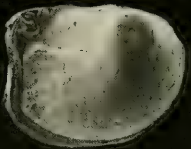
Dimyloides cf. *stehlini* Hürzeler, Eggingen-Mittelhart 1
Fig. 4. M_2 dext., occlusal; SMNS 44769 D1.
Fig. 5. P^4 dext., occlusal; SMNS 44769 H2, (mesial beschädigt).

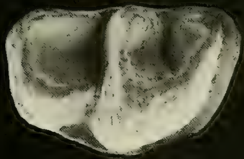
Pseudocordylodon sp. 1., Eggingen-Mittelhart 1
Fig. 6. M_1 dext., occlusal; BSP 1983 XXII 517.
Fig. 7. M_1 sin., labial; SMNS 44769 A1.
Fig. 8. M_2 sin., occlusal; SMNS 44769 C1.
Fig. 9. P_4 dext., occlusal; BSP 1983 XXII 522.
Fig. 10. P^4 dext., occlusal; SMNS 44769 H1, (labial fehlt Schmelz).

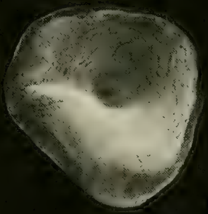
Vergrößerung ca. ×13.

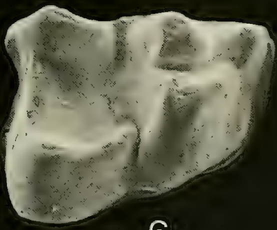

1

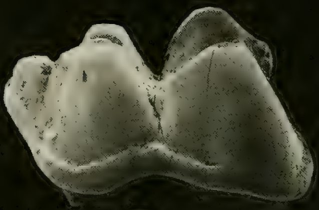

2

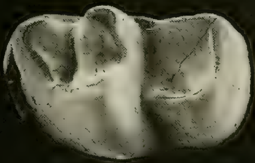

3

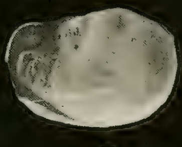

4

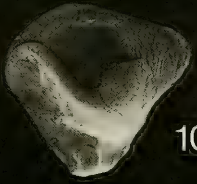

5


6


7


8


9


10

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-8530 Neustadt a. d. Aisch

37

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 159	9 S., 4 Abb.	Stuttgart, 30. 4. 1990

Phricodoceras sexinodosum n. sp. (Ammonoidea) aus dem Lotharingium (*raricostatum*-Zone) von Balingen (Baden-Württemberg, Südwestdeutschland)

Phricodoceras sexinodosum n. sp. (Ammonoidea) in the Lotharingian (*raricostatum* Zone) from Balingen (Baden-Württemberg, Southwest Germany)

Von Rudolf Schlatter, Schaffhausen

SMITHSONIAN
NOV 29 1990
LIBRARIES

Mit 4 Abbildungen

Summary

In the upper part of the Raricostatenton (Upper Lotharingian, *raricostatum* Zone) from Balingen (Baden-Württemberg) the new species *Phricodoceras sexinodosum* n. sp. (Ammonoidea) is described. In the North-west European Province (sensu Dean et al. 1961) this record of *Phricodoceras* in the Upper Lotharingian represents the earliest proof of the genus. A probably corresponding occurrence in the Mediterranean province (Monte Cetona, Toscany) is mentioned.

Zusammenfassung

Aus dem oberen Raricostatenton (Ober-Lotharingium, *raricostatum*-Zone) von Balingen (Baden-Württemberg) wird die neue Art *Phricodoceras sexinodosum* n. sp. (Ammonoidea) beschrieben. Innerhalb der Nordwesteuropäischen Faunenprovinz (sensu Dean et al. 1961) stellt dieser Fund den frühesten Beleg der Gattung *Phricodoceras* dar. Ein möglicherweise entsprechendes Vorkommen aus dem Mediterran (Monte Cetona, Toskana) wird erwähnt.

1. Einleitung

Ammoniten der Gattung *Phricodoceras* sind durch ihre Knotenskulptur leicht kenntlich und fallen daher in Faunenaufsammlungen sofort auf. Umso mehr, wenn diese für das basale Carixium (Unter-Pliensbachium) leitende Gattung innerhalb der Nordwesteuropäischen Faunenprovinz (sensu Dean et. al. 1961, Taf. 75) in einer Faunenvergesellschaftung des Ober-Lotharingium erscheint. Dieses unerwartete

Vorkommen konnte im Jahr 1981 anläßlich von Erweiterungsarbeiten an der Bundesstraße 27 in einem der dabei entstandenen Aufschlüsse im Ortszentrum von Balingen festgestellt werden. Ungefähr 150 m nördlich davon ist von Söll (1956: 416, Profil II Balingen, gegenüber der Eyachbrücke an der Straße Rottweil-Tübingen) bereits ein Profil beschrieben worden.

Dieses in biostratigraphischer Hinsicht äußerst interessante Vorkommen von *Phricodoceras* im Lotharingium rechtfertigt meines Erachtens eine gesonderte Publikation.

Dank

Am 18. Januar 1988 übergab mir Dr. Karl Hoffmann, Reutlingen, einige Notizen über dieses unerwartete Vorkommen von *Phricodoceras* aus Balingen, mit der Bitte, diese zu einer Publikation auszuarbeiten, da er dazu aus gesundheitlichen Gründen nicht mehr imstande sei. Die vom Verfasser vorgeschlagene gemeinsame Bearbeitung war leider nicht mehr möglich. Am 23. Februar 1988 verstarb Karl Hoffmann. Die vorliegende Arbeit sei daher in Erinnerung an diesen mir schon zu seinen Lebzeiten zum Vorbild gewordenen Biostratigraphen verfaßt (Knauff 1987).

Der sorgfältigen, feinstratigraphisch ausgerichteten Sammlungstätigkeit von Herrn Gustav Neth, Gomaringen, ist es zuzuschreiben, daß dieser einmalige Fund gelang. Für die Überlassung des Fundstückes zur Bearbeitung sei Herrn Neth auch an dieser Stelle herzlich gedankt. Seine Grabungstätigkeit (Anlage eines Schurfs) unterstützte Herr Karl Becht, Apotheker in Reutlingen, in verdankenswerter Weise.

Für Hilfe und wertvolle Hinweise danke ich den Herren Dr. G. Dietl (Stuttgart), Dr. O. Kählin (Pisa) und Dr. F. Wiedenmayer (Basel).

2. Paläontologie

Ueberfamilie Eoderoceratidae Spath 1929[1])
Familie Phricodoceratidae Spath 1938

Gattung *Phricodoceras* Hyatt 1900

Typusart: *Ammonites taylori* Sowerby 1826.

Phricodoceras sexinodosum n. sp.

Abb. 1-3

Holotypus: Original zu Inv.-Nr. 27073, Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart. In der vorliegenden Arbeit auf den Abbildungen 1-3 wiedergegeben.

Stratum typicum: Raricostatenton (Ober-Lotharingium, *raricostatum*-Zone, *densinodus-raricostatoides*-Subzone sensu Schlatter 1977).

Locus typicus: Balingen (Baden-Württemberg, Südwestdeutschland).

Derivatio nominis: lat. sex = sechs, nodus = Knoten.

Diagnose: Art der Gattung *Phricodoceras*, gekennzeichnet durch 6 Knotenreihen sowie durch das Zahlenverhältnis 2:1 der Knoten auf der externen Reihe zu denen auf der marginalen Reihe.

2.1. Beschreibung

Der in Schwefeleisen vorliegende Holotypus besteht aus einem fast vollständigen Umgang, welcher dem Phragmokon angehört. Die inneren Windungen bis zu einem Durchmesser von 11 mm sind nicht erhalten. Sediment des Raricostatentons füllt

---

[1]) Systematik nach Donovan et al. (1981: 138).

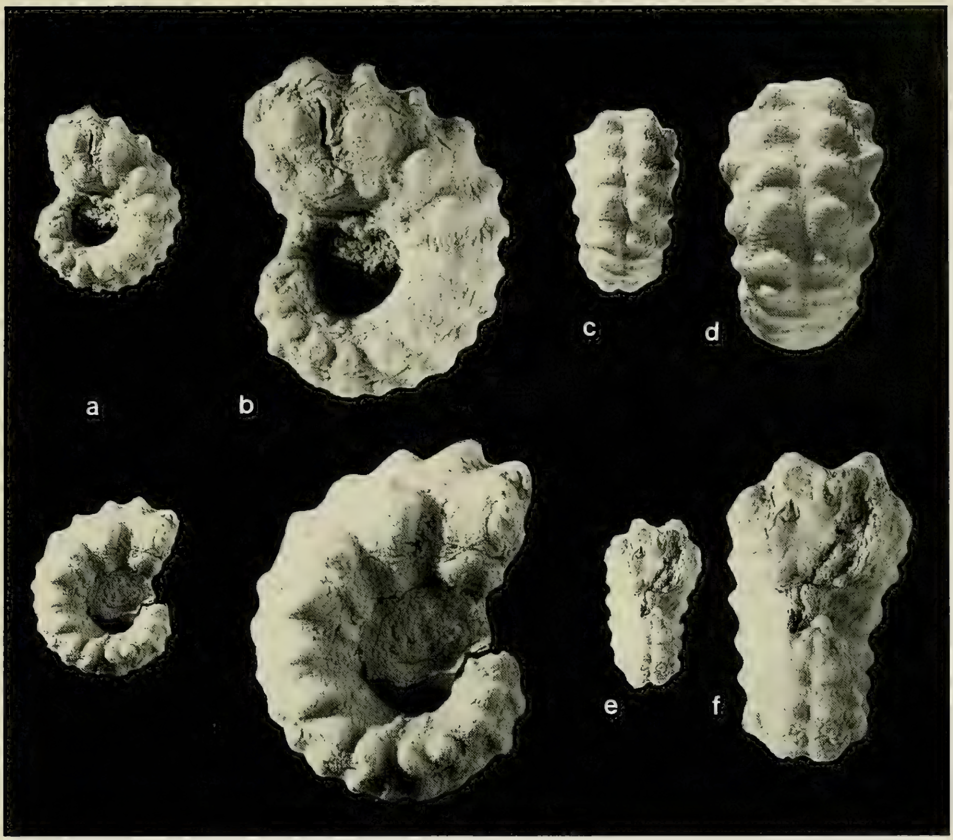


Abb. 1. *Phricodoceras sexinodosum* n. sp. (Holotypus); Raricostatenton, Ober-Lotharingium, *raricostatum*-Zone, *densinodus-raricostatoides* Subzone, Balingen (Baden-Württemberg). – Coll. G. Neth, Gomaringen (1981).
a, b: Lateralansichten. – a: x 1; b: x 4.
c, d: Externansichten. – c: x 1; d: x 4.
e, f: Frontalansichten. – e: x 1; f: x 4.
Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart. – Inv.-Nr. 27073.

Fig. 1. *Phricodoceras sexinodosum* nov. sp. (Holotype); Raricostatenton, Upper Lotharingian, *raricostatum* Zone, *densinodus-raricostatoides* Subzone, Balingen (Baden-Württemberg). – Coll. G. Neth, Gomaringen (1981).
a, b: Lateral views. – a: x 1; b: x 4.
c, d: Ventral views. – c: x 1; d: x 4.
e, f: Frontal views. – e: x 1; f: x 4.
Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, Inv.-Nr. 27073.

diesen Innenbereich aus. Anzeichen von Lobendrängung sind deutlich sichtbar. Ab einem Durchmesser von 22 mm dürfte der Beginn der Wohnkammer angenommen werden.

Windungsverhältnisse. – Der Windungsquerschnitt ist sehr breit und nierenförmig (vgl. Abb. 2), woraus eine coronate Gehäuseform resultiert.

Maße (in mm)	Dm	Nw	Wh	Wb	Wh/Wb
SMNS Inv.-Nr. 27073, Holotypus	22,0	8,3(38)	7,7	12,0	0,6

Dm = Durchmesser; Nw = Nabelweite, in Klammern die Nw in Prozenten des Dm (= 100%); Wh = Windungshöhe; Wb = Windungsbreite, zwischen den Knoten gemessen.

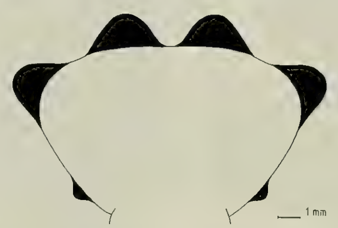


Abb. 2. *Phricodoceras sexinodosum* nov. sp. (Holotypus, SMNS Inv.-Nr. 27073).– Windungsquerschnitt bei Dm = 22 mm.

Fig. 2. *Phricodoceras sexinodosum* nov. sp. (Holotype, SMNS Inv.-Nr. 27073).– Cross section at Dm = 22 mm.

Skulptur. – Insgesamt sind sechs Knotenreihen [inde nomen] ausgebildet, wovon die Knoten der vier auf dem Venter befindlichen Reihen am größten und in ihrer Stärke gleichmäßig entwickelt sind. Am Ursprung der provers gerichteten, schwach ausgebildeten Flankenrippen sind Knötchen zu beobachten. In ihrer Stärke nehmen sie mit zunehmendem Phragmokondurchmesser deutlich zu.

Die Knotenanordnung ist unregelmäßig. Einem Marginalknoten stehen jeweils zwei Externknoten alternierend gegenüber. Eine rippenartige, provers gerichtete Anschwellung verbindet diese Skulpturelemente miteinander. Lediglich die beiden extern gelegenen Knotenreihen sind sehr deutlich voneinander getrennt (die Unterbrechung ist in der Literatur über *Phricodoceras* fälschlicherweise oft als „Furche“ bezeichnet).

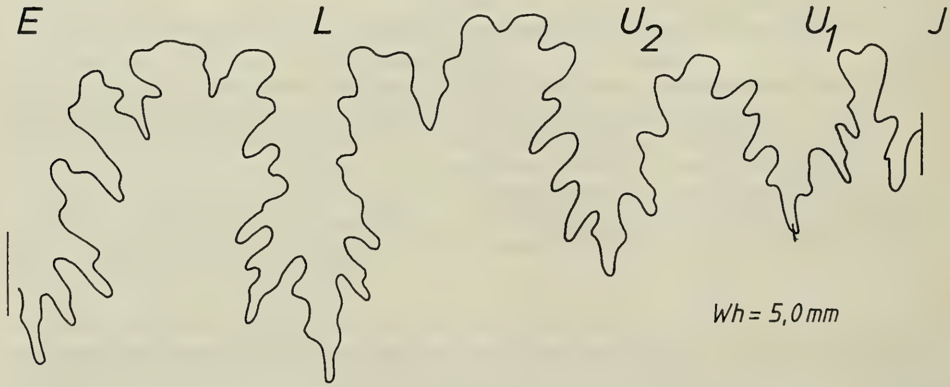


Abb. 3. *Phricodoceras sexinodosum* nov. sp. (Holotypus, SMNS Inv.-Nr. 27073.– Lobenlinie.

Fig. 3. *Phricodoceras sexinodosum* nov. sp. (Holotype, SMNS Inv.-Nr. 27073).– Suture line.

	Dm	Anzahl der Externknoten	Anzahl der Marginalknoten
SMNS Inv.-Nr.	22,0	10	6
27073, Holotypus	18,0	12	7

Lobenlinie. – Eine vollständige Lobenlinie (Abb. 3) konnte bei 5 mm Wh gezeichnet werden. Deren Bau läßt sich mit den von Schindewolf (1962, Abb. 110, 111) abgebildeten Lobenlinien gut vergleichen. Die Sutur ist arm an Elementen; die Bildung eines U_3 unterbleibt. Der U_1 ist ungespalten. Einzig im Grad der Ziselierung besteht ein Unterschied; im Vergleich zu der in Abbildung 110 (op. cit.) bei Windungshöhe 4,5 mm wiedergegebenen Lobenlinie zeigt das Fundstück aus Balingen eine wesentlich ausgeprägter ziselierte Ausbildung aller Lobenelemente.

Vergleich. – Von sämtlichen bisher bekannten Arten der Gattung *Phricodoceras* Hyatt unterscheidet sich die vorliegende Form durch die beiden folgenden Skulptureigenheiten:
- Ausbildung von 6 Knotenreihen – anstelle von 4.
- Das Verhältnis der Knotenanzahl einer externen Reihe zur Anzahl Knoten auf einer marginalen Reihe beträgt bei konstantem Durchmesser ungefähr 2:1 – anstelle von 1:1.

2.2. Bemerkungen zur Phylogenie von *Phricodoceras* Hyatt

Phricodoceras coronula (Quenstedt 1884: 218, Taf. 27, Fig. 27) steht seines breiten Windungsquerschnitts wegen dem Balinger Fundstück sehr nahe. Interessant sind die bei der Quenstedtschen Art zwischen den knotentragenden Rippen ausgebildeten Schaltrippen, die ab Flankenmitte über die Externseite verlaufen. Man könnte sich vorstellen, daß diese externen Rippenelemente durch Verschmelzung ursprünglich zusätzlicher Knoteneinschaltungen entstanden sind; einer solchen hypothetischen Ausgangsform würde die vorliegende neue Art gut entsprechen. Die intensive Beknotung von *Phricodoceras sexinodosum* n. sp. aus dem Lotharingium könnte damit als Merkmalskomplex einer möglichen Ausgangsform in der phylogenetischen Entwicklung von *Phricodoceras* gedeutet werden. Im Carixium werden die Knotenreihen bis minimal auf die beiden unmittelbar beidseits der Medianlinie angelegten reduziert. Vergleiche dazu die Beispiele in Quenstedt (1884, Taf. 27, Fig. 10-12; die Drittbezeichnung im Artnamen nimmt jeweils Bezug auf die Ausbildung der Knotenreihen).

Bei den im Domerium des Mediterranbereichs auftretenden Arten (vgl. u. a. Bremer 1965: 175f.; Fantini-Sestini 1978; Wiedenmayer 1980: 50) ist das beknotete Anfangsstadium von sehr kurzer Dauer. Meist schon ab 10 bis 20 mm Durchmesser – oder sogar früher – setzt ein dichtberipptes Stadium ein, welches Bremer (1965) als „*lamellosum*-Stadium“ bezeichnet. Die Rippenstärke kann sehr unterschiedlich sein (vgl. die Beispiele in Wiedenmayer 1980, Taf. 2, Fig. 4-10). Ein „*lamellosum*-Stadium“ weisen auch die von Quenstedt (1884, Taf. 27, Fig. 15, 17-19; Taf. 28, Fig. 24) abgebildeten Fundstücke aus dem basalen Carixium auf. Im Vergleich zu den domerischen Arten setzt hier das berippte Stadium wesentlich später ein (ab ungefähr 40 bis 50 mm Dm). Basierend auf diesen beiden skulpturell unterscheidbaren Wachstumsstadien hat Dommergues (1978) auf einen möglichen Dimorphismus hingewiesen. Der Mikrokonch entspricht danach dem beknoteten

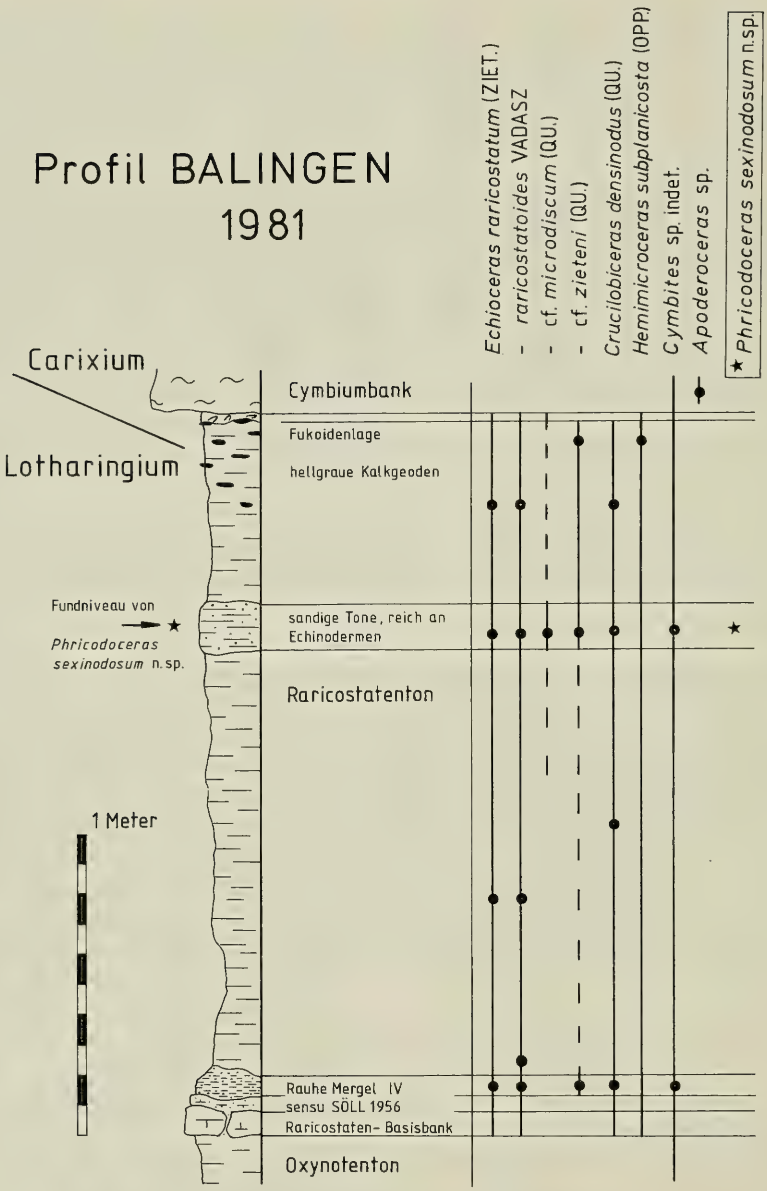

Profil BALINGEN
1981
Echioceras raricostatum (ZIET.)
- raricostatoides VADASZ
- cf. microdiscum (QU.)
- cf. zieteni (QU.)
Crucilobiceras densinodus (QU.)
Hemimicroceras subplanicosta (OPP.)
Cymbites sp. indet.
Apoderoceras sp.
★ Phricodoceras sexinodosum n. sp.
Carixium
Lotharingium
Cymbiumbank
Fukoidenlage
hellgraue Kalkgeoden
Fundniveau von
★
Phricodoceras
sexinodosum n. sp.
sandige Tone, reich an
Echinodermen
Raricostatenton
1 Meter
Rauhe Mergel IV
sensu SÖLL 1956
Raricostaten-Basisbank
Oxynotenton

Abb. 4. Grabungsprofil 1981 in Balingen (Baden-Württemberg).
Phricodoceras sexinodosum n. sp. ist mit Ammoniten vergesellschaftet, die charakteristisch sind für die *raricostatum*-Zone (*densinodus-raricostatoides* Subzone). Ersteinsetzen der Gattung *Echioceras* in der „rauhen Mergellage IV" (nach SÖLL 1956).– Profilaufnahme durch die Herren G. Neth (Gomaringen) und K. Becht (Reutlingen).

Fig. 4. Section opened by digging 1981 at Balingen (Baden-Württemberg).
Phricodoceras sexinodosum n. sp. is associated with ammonites characteristic of the *raricostatum*-Zone (*densinodus-raricostatoides* Subzone). First occurrence of the genus *Echioceras* has been observed within the „rauhen Mergellage IV" (SÖLL 1956).– Section drawn by G. Neth (Gomaringen) and K. Becht (Reutlingen).

Formenkreis um *Phricodoceras taylori* (Sow.); den Makrokonch kann man nach Meinung von Dommergues in „*Ammonites lamellosus*" d'Orbigny (1844, Taf. 84, Fig. 1,2) erkennen. Inwiefern das „*lamellosum*-Stadium" generell als Dimorphenmerkmal betrachtet werden kann, ist allerdings meines Erachtens noch weitgehend ungeklärt. In der von Dommergues (1978: 44) zusammengestellten Synonymieliste sind Arten von *Phricodoceras* zitiert, die morphologisch deutlich voneinander zu unterscheiden sind [vgl. Schlatter 1980: 75f., 153 (4)].

3. Stratigraphie

Der Fundhorizont von *Phricodoceras sexinodosum* n. sp. befindet sich 70 cm unterhalb der Basis der Cymbiumbank im Raricostatenton (vgl. Abb. 4). Biostratigraphisch entspricht dieser Profilbereich der *raricostatum*-Zone. Ammoniten der Gattung *Echioceras* setzen 220 cm unterhalb der Cymbiumbank in der „rauhen Mergellage IV" (vgl. Söll 1956: 382, Abb. 4) erstmals ein. Diese Mächtigkeitsangabe deckt sich mit dem von Söll (1956: 416, II Balingen) angegebenen Wert aus dem 150 m weiter nördlich davon gelegenen Profil an der Eyach.

Die Faunenzitate von Söll für diesen oberen Bereich der Raricostatentone sind nicht feinstratigraphisch aufgeführt. Summarisch nennt er aus dieser 2,32 m mächtigen Tonfolge (einschließlich der „rauhen Mergellage IV"):

Echioceras raricostatoides Vadász
Hemimicroceras subplanicosta (Oppel)
Crucilobiceras densinodum (Oppel)

Diese Ammonitenfauna ist charakteristisch für die *raricostatum*-Zone.

Der zur Abklärung der biostratigraphischen Verhältnisse im Frühjahr 1981 angelegte Schurf im Bereich des Fundhorizontes von *Phricodoceras sexinodosum* n. sp. ergab folgende Ammonitenfauna:

Echioceras raricostatum (Zieten)
– *raricostatoides* Vadász
– cf. *microdiscum* (Quenst.)
– cf. *zieteni* (Quenst.)
Crucilobiceras densinodus (Quenst.)
Hemimicroceras subplanicosta (Oppel)
Cymbites sp. indet.

Diese Faunenvergesellschaftung ist charakteristisch für den tieferen Abschnitt der *raricostatum*-Zone (*densinodus-raricostatoides*-Subzone sensu Schlatter 1977, Fig. 3; 1980: 21, Abb. 6).

Die Möglichkeit, daß durch Aufarbeitungsvorgänge im frühen Carixium dieses *Phricodoceras* in Sedimente des Lotharingium umgelagert wurde, ist aus folgenden Gründen ausgeschlossen.

a. Sediment des Raricostatentons füllt den Bereich der fehlenden Innenwindungen des *Phricodoceras* aus.

b. Im untersuchten Profil sind im Fundbereich des *Phricodoceras* keinerlei Aufarbeitungsspuren festzustellen. Das im Gebiet Rottweil–Balingen verbreitete Auftreten von scheibenförmigen, kalkphosphoritischen Geoden, die auf Änderungen der Sedimentationsbedingungen hinweisen (Söll 1956; Schlatter 1989), ist im Profil Balingen auf die obersten 20 cm des Raricostatentons beschränkt (50 cm über dem *Phricodoceras*-Fundniveau!).

c. Die im Profilabschnitt des Phricodoceras festgestellte Ammonitenfauna, charakteristisch für die *raricostatum*-Zone (*densinodus-raricostatoides* Subzone), ist bis an die Unterkante der Cymbiumbank nachweisbar.

Die Gattung *Phricodoceras* HYATT – insbesondere der Formenkreis um *Phricodoceras taylori* (SOW.) – ist in Profilen innerhalb der Nordwesteuropäischen Faunenprovinz (sensu DEAN et al. 1961, Taf. 75) für das basale Carixium (*taylori*-Subzone) charakteristisch (vgl. auch die zusammenfassende Darstellung in DOMMERGUES 1987: 20f., Tab. 1–3). Ein stratigraphisch höheres Vorkommen in der *ibex*-Zone ist aus Oestringen (Langenbrückener Senke) von FUTTERER (1893: 285, 289, 322) beschrieben worden. Nach den Ergebnissen von HOFFMANN (1935: 71; 1964: 144) scheint diese Subzonen-Indexart im Carixium der Langenbrückener Senke sogar zu fehlen (op. cit. 1935: 64f., Profile 8, 10). Eine Stellungnahme zu den Resultaten von FUTTERER fehlt in diesen Publikationen.

Fundmeldungen über *Phricodoceras* aus dem Lotharingium Nordwesteuropas sind in der Literatur nicht zu finden. Das hier beschriebene *Phricodoceras* aus Balingen stellt somit den biostratigraphisch frühesten Nachweis dieser Gattung in Nordwesteuropa dar.

In Gebieten außerhalb der Nordwesteuropäischen Faunenprovinz, in denen *Phricodoceras* sogar bis ins Domerium reichen kann, fehlen feinstratigraphische Angaben aus dem Bereich von Lotharingium und Carixium weitgehend. Aus den meist stark kondensierten Abfolgen liegen lediglich Faunenlisten mit *Phricodoceras* vor, die für das Auftreten dieser Gattung biostratigraphisch nicht zu interpretieren sind. Von dem Usus, mit dem Ersterscheinen von *Phricodoceras* generell das Carixium beginnen zu lassen, sollte nunmehr Abstand genommen werden.

Dies wird verdeutlicht durch folgendes Beispiel aus dem Lias der Toskana. In Profilen der nicht kondensierten Beckenfazies des Monte Cetona erscheinen die letzten Ammoniten der Gattung *Arnioceras* HYATT über *Phricodoceras*. WIEDENMAYER (1980: 151) weist aufgrund nicht publizierter Neuaufsammlungen²) durch Dr. E. PATACCA und Dr. O. KÄHLIN, beide Pisa, auf diese interessante Ammonitenfolge hin und vermutet, meiner Meinung nach mit Recht, daß in der Toskana *Phricodoceras* bereits im Ober-Lotharingium erscheint. Das von FISCHER (1972: 64) ebenfalls vom Monte Cetona zitierte *Phricodoceras* ist leider unhorizontiert.

Weitere Angaben über mögliche Vorkommen von *Phricodoceras* im Lotharingium außerhalb Nordwesteuropas sind mir aus der Literatur nicht bekannt.

4. Literatur

BREMER, H. (1965): Zur Ammonitenfauna und Stratigraphie des unteren Lias (Sinemurium bis Carixium) in der Umgebung von Ankara (Türkei). – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **122**/2: 127–221, Taf. 12–16, 13 Abb.; Stuttgart.

DEAN W. T., DONOVAN, D. T. & HOWARTH, M. K. (1961): The liassic ammonite zones and subzones of the North-west European Province. – Bull. Brit. Mus. (Natural History), Geol., 4/10: 435–505, Taf. 63–75; London.

DOMMERGUES, J.-L. (1978): Un cas de dimorphisme sexuel chez une ammonite carixienne *Phricodoceras taylori* (J. DE C. SOWERBY, 1826) Eoderoceratidae SPATH, 1929. – Bull. sci. Bourg., **31**/1: 41–45, 1 Taf.; Dijon.

– (1987): L'évolution chez les Ammonitina du Lias moyen (Carixien, Domérien basal) en Europe occidentale. – Docum. Lab. Géol. Lyon, **98**, 297 S., 12 Taf. 87 Abb., 5 Tab.; Lyon.

---

²) Leider ist das Belegmaterial weder in Pisa noch in Basel auffindbar.

DONOVAN, D. T., CALLOMON, J. H. & HOWARTH, M. K. (1981): Classification of the Jurassic Ammonitina. – *In*: M. R. HOUSE & J. R. SENIOR [Hrsg.]: The Ammonoidea. – Syst. Assoc. Spec. Vol. **18**(1980):101–155; London & New York (Acad. Press).

FANTINI-SESTINI, N. (1978): Il genere *Phricodoceras* (Polymorphitidae, Ammonoidea) nel Pliensbachiano italiano. – Riv. Ital. Paleont., **84**/2: 327–348, Taf. 28; Milano.

FISCHER, R. (1972): *Protogrammoceras* und *Fuciniceras* (Ammonoidea) im Lotharingium und Carixium Mittelitaliens. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **141**/1: 37–80, 8 Abb.; Stuttgart.

FUTTERER, K. (1893): Die Ammoniten des mittleren Lias von Oestringen. – Mitt. großherzogl. Bad. geol. Landesanst., **2**: 277–343, Taf. 8–13; Heidelberg.

HOFFMANN, K. (1935): Über den unteren Lias der Langenbrückener Senke. II. – Jber. u. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N.F. **24**: 50–81; Stuttgart.

– (1964): Die Stufe des Lotharingien (Lotharingium) im Unterlias Deutschlands und allgemeine Betrachtungen über das „Lotharingien". – *In*: Colloque du Jurassique à Luxembourg 1962: 135–160, 1 Abb., 1 Tab.; Luxembourg.

ORBIGNY, A. DE (1842–1851): Paléontologie Française; Terrains jurassiques. I. Céphalopodes.– Text + Atlas, 642 S., 234 Taf.; Paris, Masson. – [1844: Livr. 17–27, S. 193–312, Taf. 45–97.]

QUENSTEDT, F. A. (1882–1885): Die Ammoniten des Schwäbischen Jura. 1. Der Schwarze Jura (Text + Atlas), 440 S., Taf. 1–54; Stuttgart, Schweizerbart. – [Lief. 3–5, S. 97–240, 1884.]

SCHINDEWOLF, O. H. (1962): Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. II. Ammonitina: Psilocerataceae, Eoderocerataceae. – Akad. Wiss. Lit. Mainz, math.-naturwiss. Kl., Abh., **10** (1962): 425–571, Taf. 3, Abb. 59–149; Mainz.

SCHLATTER, R. (1977): The Biostratigraphy of the Lower Pliensbachian at the Type Locality (Pliensbach, Württemberg, SW-Germany). – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **27**, 29 S., 4 Taf., 5 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.

– (1980): Biostratigraphie und Ammonitenfauna des Unter-Pliensbachium im Typusgebiet (Pliensbach, Holzmaden und Nürtingen, Württemberg, SW-Deutschland). – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **65**, 261 S., 23 Taf., 15 Abb., 2 Tab., 25 Beil.; Stuttgart.

– (1989): Erstnachweis der *macdonnelli*-Subzone (Lotharingian) im Raricostatenton Südwestdeutschlands. – Eclogae geol. Helv., **82**/3: 1043–1048, 1 Abb.; Basel.

SÖLL, H. (1956): Stratigraphie und Ammonitenfauna des mittleren und oberen Lias-β (Lotharingien) in Mittel-Württemberg. – Geol. Jb., **72**: 367–434, Taf. 17–20, 49 Abb., 2 Tab.; Hannover.

WIEDENMAYER, F. (1980): Die Ammoniten der mediterranen Provinz im Pliensbachian und unteren Toarcian aufgrund neuer Untersuchungen im Generoso-Becken (Lombardische Alpen). – Denkschr. Schweiz. naturf. Ges., **93**, 266 S., 33 Taf., 56 Abb., 4 Tab.; Basel, Boston & Stuttgart.

Anschrift des Verfassers:

Dr. R. Schlatter, Museum zu Allerheiligen (Naturhist. Abteilung),
Goldsteinstr. 7, CH-8200 Schaffhausen (Schweiz).

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-8530 Neustadt a. d. Aisch

37
H

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 160	14 S., 6 Abb.	Stuttgart, 30. 4. 1990

Ein tridactyles Trittsiegel aus dem Unteren Stubensandstein (Obere Trias, Nor) des Rühlenbachtales (Württemberg)

A tridactyl footprint from the Lower Stubensandstein (Upper Triassic, Norian) of the Rühlenbach valley (Württemberg)

SMITHSONIAN
NOV 2 [illegible] 1990
LIBRARIES

Von Frank-Otto Haderer, Aichwald

Mit 6 Abbildungen

Summary

A grallatorid footprint with a relative short digit III and a very big interdigital angle is described from the Middle Keuper of the Rühlenbach valley (Württemberg). The trackmaker very probably is a coelurosaur with a restored skeleton of the foot similar to that of *Syntarsus* Raath.

Zusammenfassung

Ein grallatorides Trittsiegel mit einer relativ kurzen Zehe III und einem sehr großen Zehenwinkel wird beschrieben aus dem Mittleren Keuper des Rühlenbachtales (Württemberg). Der Fährtenerzeuger ist sehr wahrscheinlich ein Coelurosaurier mit einem rekonstruierten Fußskelett ähnlich demjenigen von *Syntarsus* Raath.

Inhalt

1. Einleitung 1
2. Fundort und Fundumstände 2
3. Beschreibung und Vergleiche 5
4. Literatur 12

1. Einleitung

Die red-bed-Sedimente des Oberen Mittelkeupers, insbesondere des Vindelizischen Keupers, stellen mit ihrem Wechsel aus Sandsteinen, Tonsteinen und Steinmergeln eine typische Schichtenfolge dar, in welcher Tetrapodenfährten eigentlich häufiger vorkommen sollten als osteologische Reste dieser Tiere. Im Gegensatz zum Buntsandstein sind aber Fährtenreste aus dem Vindelizischen Keuper relativ selten und osteologische Reste überwiegen. Für diese relative Fundarmut an Saurierfährten sind wahrscheinlich hauptsächlich zwei Gründe verantwortlich. Zum einen sind Fährten, in ihrer typischen Erhaltung in red-bed-Sedimenten als erhabene Ausfüllungen, in noch nicht freigewittertem Zustand mitunter schwer zu erkennen. Zum anderen ist die Fundarmut wohl auch auf die für solche Funde schlechten Aufschlußverhältnisse zurückzuführen (HADERER 1988).

Die mehrmalige Erwähnung von Fährtenhorizonten bei STOLL 1929 (S. 9, Nr. 12; S. 14, Nr. 11; S. 15, Nr. 8; S. 33; S. 42; S. 60, Nr. 3) entspricht schon eher der zu erwartenden Häufigkeit derartiger Reste.

Die in vorliegender Schrift beschriebene Fährtenplatte habe ich auf der Exkursion der Gesellschaft für Naturkunde in Württemberg, am 7. 5. 1989 auf die Frickenhofer Höhe beim Besuch eines Aufschlusses im Unteren Stubensandstein entdeckt.

Dank

Besonders danken möchte ich den Exkursionsleitern Dr. F. WURM und Dr. T. SIMON, beide Geologisches Landesamt, Stuttgart, sowie den anderen Exkursionsteilnehmern. Sie alle haben durch ihre tatkräftige Unterstützung die sofortige Bergung der Fährtenplatte ermöglicht. Herrn Dr. T. SIMON danke ich außerdem für seine freundliche Unterstützung bei der Profilaufnahme.

Herrn Dr. R. WILD, Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart, danke ich sehr für seine Hilfsbereitschaft, wichtige Literatur und anregende Gespräche.

Wichtige Hinweise verdanke ich außerdem Herrn Dr. M. URLICHS, Herrn Dr. M. WARTH und Herrn Prof. Dr. K. D. ADAM, alle Stuttgart, Staatl. Museum für Naturkunde.

Herrn H. LUMPE, ebenfalls Staatl. Museum für Naturkunde, verdanke ich die Photographien der Abb. 2 und 3.

Herrn Prof. Dr. F. WESTPHAL, Institut für Geologie und Paläontologie der Universität Tübingen, danke ich für wichtige ältere Literatur.

Herrn Dr. G. DEMATHIEU, Institut des Sciences de la Terre de l'Université de Dijon, danke ich für wichtige Anregungen und neuere Literatur.

Besonders möchte ich auch meinen Eltern danken; meiner Mutter für die in bewährter Weise ausgeführte Reinschrift des Manuskripts und meinem Vater für die hervorragende Reinzeichnung des Profils Rühlenbachtal.

2. Fundort und Fundumstände

Auf der Exkursion der Gesellschaft für Naturkunde in Württemberg ins Gebiet der Frickenhofer Höhe und der Limpurger Berge unter Leitung von Herrn Dr. F. WURM und Herrn Dr. T. SIMON wurde im Rühlenbachtal, einem Seitental des ins Kochertal mündenden Krempelbachtales NE Seifertshofen, ein Aufschluß im Grenzbereich Unterer Stubensandstein/Obere Bunte Mergel (Basisletten BRENNERS 1973) besucht. Er befindet sich am rechten Ufer des Rühlenbaches ca. 100 m vor dessen Einmündung in den Krempelbach, bachabwärts direkt nach der den Rühlenbach querenden Talweg-Brücke. Die Schichtenfolge des Unteren Stubensandsteins besteht hier aus einer mehrere Meter mächtigen Tonsteinserie mit einzelnen eingeschalteten Steinmergel- und Sandsteinbänken (vgl. auch KANT 1969: Abb. 6). Die Schichtenfolge (Abb. 1) ist im einzelnen (aufgenommen am 31. 8. 1989 zusammen mit Herrn Dr. T. SIMON):

Unterer Stubensandstein

>100 cm	Sandstein, weißgrau, mittel- bis grobkörnig, schwach tonig, mürbe, kaolinitisch, mit millimeterdünnen Tonsteinlagen entlang von Schrägschichtungsblättern, Kreuzschichtung, einzelne Schichten bis 5 cm, Tonsteingerölle bis Ø 0,5 cm.
40 cm	Tonstein, graugrün, auf Klüften rotbraun, untere 5 cm rotbraun, bei 10 cm von unten dunkelviolettgraue Lage (1 cm), brockelig, plattig, karbonatisch, Feinsandgehalt von unten nach oben stark zunehmend.
10 cm	Sandstein, oben und unten grauviolett, in der Mitte weißgrau, fein- bis mittelkörnig, tonigkarbonatisch gebunden, an der Unterseite Scheifspuren etwa in NS-Richtung.
1 cm	Tonstein, hellrotbraun, feinsandig, zu Ton und Schluff verwittert.
1 cm	Sandstein, gelbgrau, feinkörnig.
7 cm	Dolomit, grau, kalkig-mergelig, einzelne Schichten bis 2 cm mächtig, auf Schichtflächen glimmerig und feinsandig.
8 cm	Tonstein, untere und obere Hälfte grauviolett, in der Mitte graugrün, feinsandig mit tonigen Feinsandsteinlinsen.
9 cm	Sandstein, graugrün, feinkörnig, karbonatisch gebunden, tonsteinflaserig, an der Basis Rinne in SE-NW-Richtung, Breite 20 cm, Tiefe 7 cm, Tonsteinflasern grauviolett und in der Rinne vorwiegend graugrün.
40 cm	Tonstein, untere 10 cm gelbgrau, mittlere 25 cm dunkelgrauviolett mit graugrünen Schlieren im oberen Bereich, obere 5 cm graugrün, feinschichtig mürb, stark feinsandig, Sandgehalt nach oben abnehmend.
30 cm	Tonstein, untere Hälfte rotbraun, nach oben über schlierigen Bereich in graugrün übergehend, feinschichtig, unterer Bereich stark feinsandig, Feinsandgehalt nach oben stark abnehmend.
3 cm	Sandstein, grauviolett, feinkörnig, stark tonig, vom liegenden Sandstein durchdrungen von der Lebensspur *Cylindricum grande* LINCK.
10 cm	Sandstein (5 bis12 cm), unterer Teil grau, oberer Teil grau und weißgrau gebändert, mittel- bis grobkörnig, karbonatisch gebunden, untere 2 cm schwach feinkiesig, *Cylindricum grande* LINCK die Bank vertikal querend.
7–18 cm	Tonstein, grauviolett, untere 12 cm graugrün bei zunehmender Mächtigkeit, feinsandig, feinschichtig.
7–17 cm	Sandstein, grau, fein- bis mittelkörnig, quarzitisch gebunden, zum Teil schräggeschichtet, an der Basis tonig-plattige Feinsandsteingerölle aus dem Liegenden, bei mächtigerer Ausbildung Bank zweigeteilt, oberer Bereich bis 5 cm und grobsandig.
4–8 cm	Sandstein, gelbgrau, mittel- bis grobkörnig, sehr viel Quarzkörner, zum Teil feinkiesig, vereinzelt ganz erhaltene, rötliche Feldspäte, schwach quarzitisch, karbonatisch, obere 1 bis 2 cm stark tonig mit Feinsandsteinlinsen. Sandsteinbank keilt aus und geht in graugrünen Tonstein mit grauen Feinsandsteinlinsen über, welcher dann bis 4 cm mächtig wird. An der Basis Fährte, *Cylindricum,* Netzleisten.

Obere Bunte Mergel

2–5 cm	Tonstein, graugrün, schwach feinsandig, feinschichtig.
20–23 cm	Dolomit, grau, kalkig, stark tonig (Steinmergel), wellig gebankt, einzelne Bänke bis 5 cm, Oberseite wellig, scheinbarer Abstand der Hochpunkte 1,5 m in EW-Richtung, intensiv braune Schicht- und Kluftbeläge, stellenweise an der Basis rotbraune, kleine Flecken.
27–32 cm	Tonstein, graugrün mit rostbraunen bis roten Flecken, besonders im oberen und unteren Bereich („Blutfleckenmergel"), feinschichtig.
12–17 cm	Dolomit, kalkig, stark tonig (Steinmergel), grau mit rotbraunen bis roten Schlieren und Streifen, oft senkrecht angeordnet, Oberfläche wellig wie beim nächsten Dolomit im Hangenden, intensiv senkrecht geklüftet.
8 cm	Tonstein, grau mit rotbraunen bis roten Flecken und Streifen („Blutfleckenmergel"), feinschichtig.

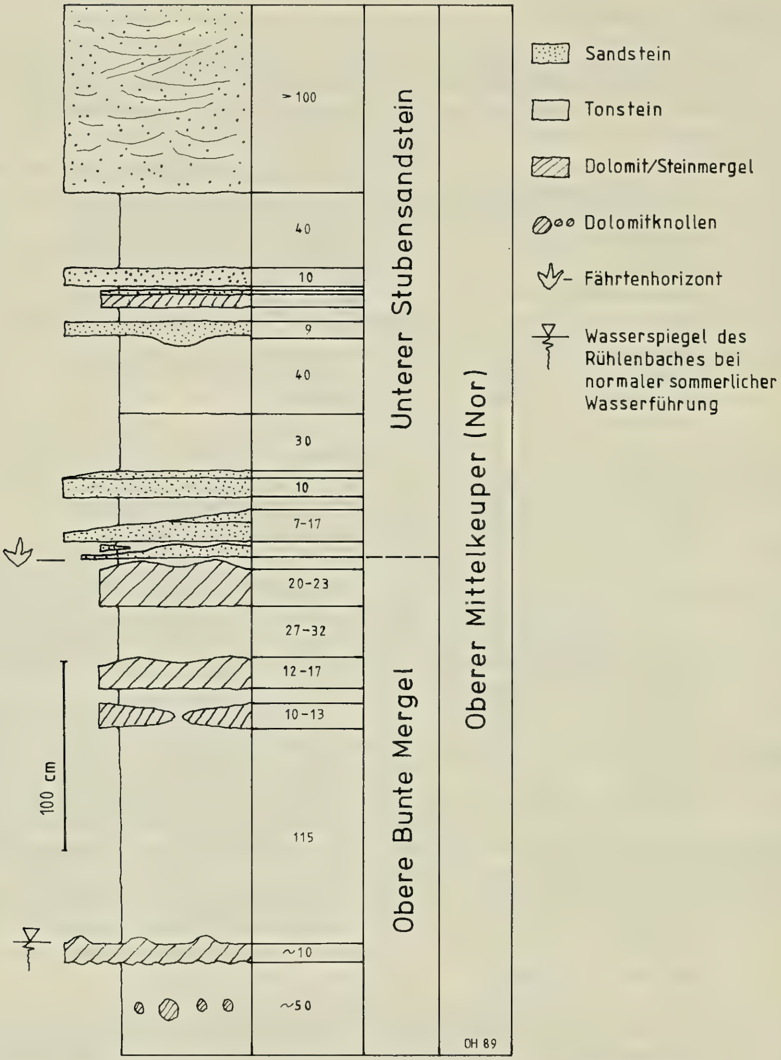

>100
40
10
9
40
30
10
7-17
20-23
27-32
12-17
10-13
115
~10
~50
100 cm
Unterer Stubensandstein
Obere Bunte Mergel
Oberer Mittelkeuper (Nor)
OH 89
Sandstein
Tonstein
Dolomit/Steinmergel
Dolomitknollen
Fährtenhorizont
Wasserspiegel des Rühlenbaches bei normaler sommerlicher Wasserführung

Abb. 1. Schichtenfolge im Grenzbereich Unterer Stubensandstein/Obere Bunte Mergel im Rühlenbachtal NE Seifertshofen (Blatt 7025 Untergröningen, r = 62070, h = 20580). Mächtigkeitsangaben in cm.

10 bis 13 cm	Dolomit, grau mit wenig rotbraunen bis roten Flecken, kalkig, tonig, in Linsen von ca. 2 m Länge, bis zur nächsten Linse 5 bis 10 cm Tonstein wie im Hangenden.
115 cm	Tonstein, graugrün, feinplattig, untere 30 cm mit rotbraunen und roten Flecken.
ca. 10 cm	Dolomit, graugrün (Matrix) mit linsen- und knollenförmigem, weißem Calcit, Bankunterseite unregelmäßig wellig, Schichtoberseite von netzförmigen, 10–20 cm breiten und 5 bis 10 cm hohen Wülsten (Abstand ca. 50 cm) überzogen. Bank ist möglicherweise Caliche-Bildung.
ca. 50 cm	Tonstein, grau, rostbraun- bis rotfleckig, lagenweise Dolomitknollen bis Ø 10 cm, darunter wulstige Dolomitbank mit ca. 10 cm Mächtigkeit.

Die zu beschreibende Fährtenplatte (Abb. 2) lag im Fundzustand im Bett des Rühlenbaches, direkt unterhalb der untersten Sandsteinbank des Unteren Stubensandsteins. Der petrographische Aufbau entsprach genau dieser untersten Bank zusammen mit der hangenden Sandsteinbank. Schon bei der Bergung wurde die Hangendbank entlang des stark tonigen, 1 bis 2 cm mächtigen und mit Feinsandsteinlinsen durchsetzten oberen Bereichs der Liegendbank teilweise abgespalten.

Aufgrund dieser Fundumstände und Gegebenheiten ist der Fährtenhorizont genau bekannt. Es ist die Grenze Unterer Stubensandstein/Obere Bunte Mergel (Faziesgrenze). Das Trittsiegel wurde in den obersten Oberen Bunten Mergel eingetreten, bevor die an dieser Stelle erste Schüttung des Stubensandsteins es ausfüllte und als erhabene Ausfüllung bis heute konservierte.

Außer dem Fährtenhorizont ist in diesem Profil noch die als mögliche Caliche-Bildung beschriebene Dolomit-Bank im Niveau des Rühlenbach-Normalwasserspiegels bemerkenswert, entspricht aber durchaus den stratigraphischen Gegebenheiten dieses Gebietes (vgl. KANT 1969: 19).

3. Beschreibung und Vergleich

Die zu beschreibende Fährtenplatte weist im restaurierten Zustand die Maße 42 cm × 47 cm auf und ist 7 bis 8 cm mächtig. Die Hangendplatte wurde bei der Restauration vollends abgespalten. Aufgrund des Umstandes, daß die Fährtenplatte vermutlich lange Zeit im Rühlenbach gelegen hat, war diese teilweise sehr mürbe und zerbrach bei Bergung und Transport. Die zum Teil etwas schlierigen Klebefugen sind auf Abb. 2 erkennbar. Um dem Sandsteingefüge wieder die nötige Festigkeit zu geben, mußte die Fährtenplatte zuvor mit Zaponlack imprägniert werden.

Außer dem zu beschreibenden Trittsiegel sind auf der Fährtenplatte noch weitere Lebensspuren erkennbar, welche allerdings nicht mit dem Trittsiegel in Verbindung gebracht werden können. Ein flacher, gekrümmter Wulst auf der unteren Plattenhälfte, links neben dem Trittsiegel, wenig unterhalb der Mitte, kann nur als ein den liegenden Tonstein tangierender Grabgang gedeutet werden. Eine sich am linken Plattenrand erstreckende längliche, eingetiefte Struktur mit Längsrillen ist wohl der Abdruck eines Holzrestes. Auch kann auf der Platte mehrfach die Lebensspur *Cylindricum* LINCK 1948 beobachtet werden. So z. B. *Cylindricum* cf. *antiquum* (PLIENINGER 1845) zwischen Zehe II und III und *Cylindricum grande* LINCK 1961 laterad von Zehe IV.

Aufgrund der Umstände, daß tridactyle Trittsiegel wenig klassifikatorisch signifikante Merkmale aufweisen und daß nur ein einzelnes Trittsiegel vorliegt, kann dieses nur im Rahmen der offenen Namengebung zugeordnet werden. Wie die nachfolgenden paläoichnologischen und osteologischen Vergleiche zeigen, geschieht dies mit einer erweiterten Diagnose am zweckmäßigsten als

Ichnogenus cf. *Grallator* E. HITCHCOCK 1858

Typusart: *G. cursorius* E. HITCHCOCK 1858 (Amherst College collection, Massachusetts, U.S.A., Kat.-Nr. 4/1, Newark Supergroup).

Vorkommen: Obere Trias bis Unterer Jura (OLSEN & GALTON 1984, HADERER 1988).

Diagnose: „Three-toed footprint(s) . . . (which) has digits II, III and IV always impressing with digit III always the longest, and digits IV and II subequal in length. Occasionally, the tip of the claw on digit I impresses. There is never a manus impression“ (nach OLSEN & GALTON 1984).

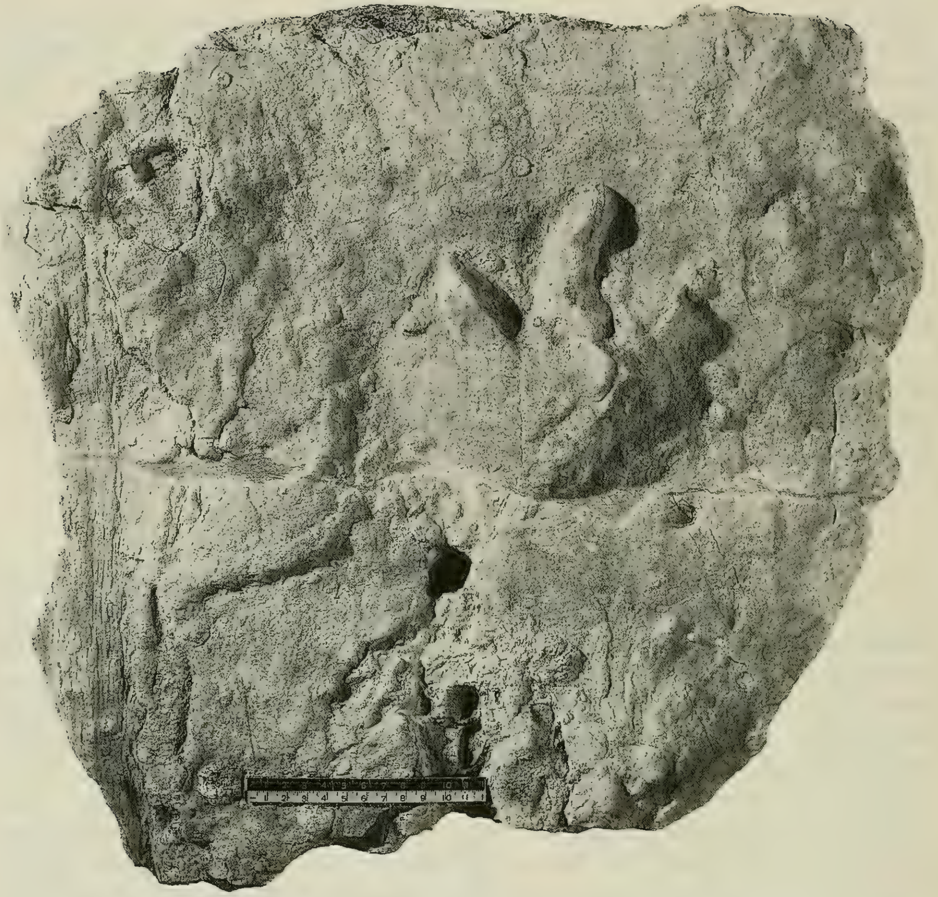


Abb. 2. Stubensandstein-Platte mit tridactylem Trittsiegel aus dem Rühlenbachtal bei Seifertshofen (SMNS Nr. 56627).

Vorliegendes Material: Erhabene Ausfüllung des Trittsiegels eines linken Hinterfußes auf einer Sandsteinplatte. Die Platte wurde dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart übergeben (SMNS Inv.-Nr. 56627).

Fundort: Rühlenbachtal NE Seifertshofen, Süddeutschland. Der Rühlenbach ist ein Seitenbach des in den Kocher zwischen Sulzbach-Laufen und Untergröningen einmündenden Krempelbaches.

Fundschicht: Unterer Stubensandstein (Obere Trias, Nor), an der Grenze Obere Bunte Mergel/Unterer Stubensandstein.

Beschreibung. – Das vorliegende Trittsiegel (Abb. 3) ist rein tridactyl und weist eine Gesamtlänge von 15,5 cm und eine Gesamtbreite von 14 cm auf. Zehe II und Zehe III sind max. 1,8 cm über die Plattenoberfläche erhaben, Zehe IV hingegen nur max. 1,4 cm. Dennoch ist der lateral-proximale Rand von Zehe IV tiefer und steilrandiger eingetreten als bei Zehe II. Die Zehenwinkel betragen 37° (II–III) und 35° (III–IV). Ein Zehe III und Zehe IV querender Wulst ist ca. 2,4 cm über die Plattenoberfläche erhaben. An Zehe IV ist deutlich der Abdruck der Unterseite der Hornscheide der Krallenphalange erkennbar. Das Trittsiegel ist relativ tief einge-

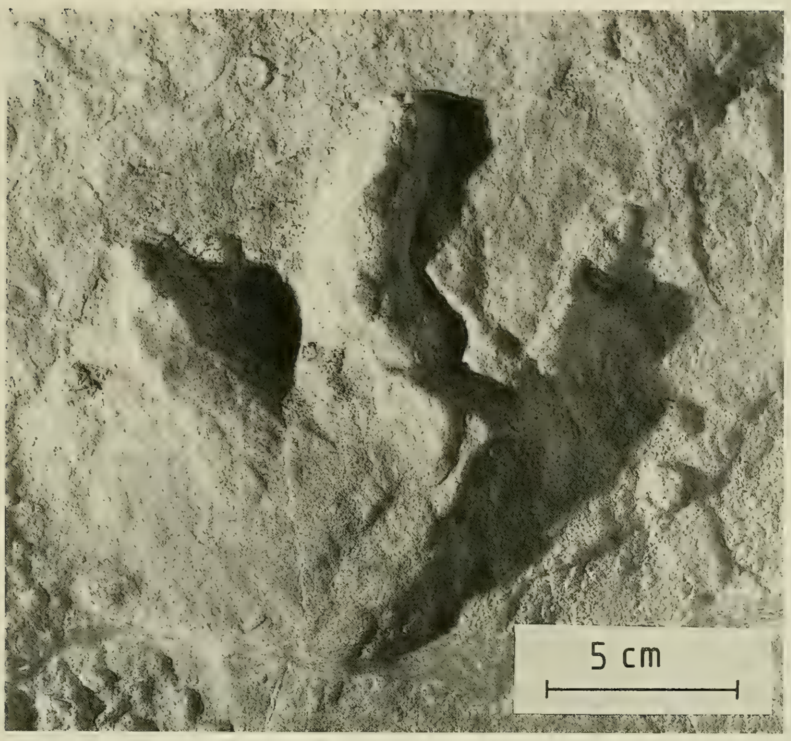


Abb. 3. Detailaufnahme des Trittsiegels aus Abb. 2. An Zehe IV ist der Abdruck der Unterseite der Hornscheide der Krallenphalange erkennbar.

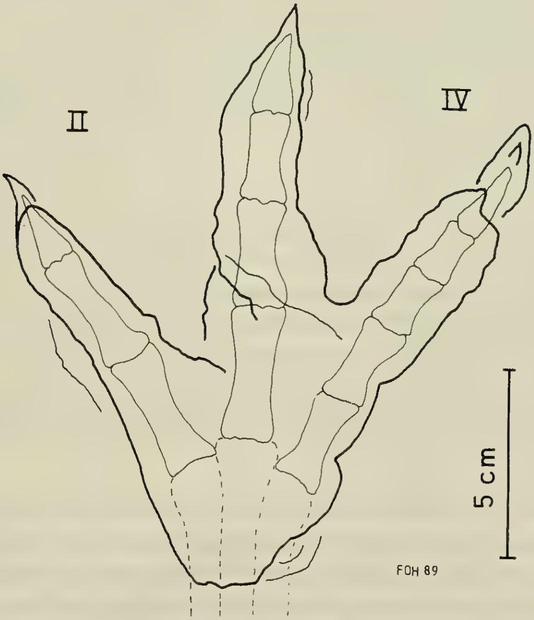


Abb. 4. Nachzeichnung des Trittsiegels aus Abb. 3 (dicke Linie) und Rekonstruktion des Fußskelettes (dünne Linie).

treten und kann daher als recht vollständiges Abbild der Fußstruktur des Fährtenerzeugers gewertet werden. Es ergibt sich ungefähr die in Abb. 4 dargestellte Rekonstruktion des Fußskelettes. Das Trittsiegel bzw. das daraus rekonstruierte Fußskelett weist folgende Merkmale auf, welche seine Vergleichbarkeit definieren:

1. Es kann eine relativ kurze Mittelzehe beobachtet werden. Dies kommt darin zum Ausdruck, daß, wenn man sich die lateralen Zehen II und IV um die Metatarsus-Phalangengelenke zur Mittelzehe III hin gedreht denkt, das Gelenk der Endphalange von Zehe II ungefähr dem Gelenk der Phalangen 2 und 3 von Zehe III und das Gelenk der Phalangen 1 und 2 von Zehe III ungefähr dem Gelenk der Phalangen 2 und 3 von Zehe IV gegenüberliegt. Hierbei liegen die distalen Enden der Zehen II und IV um ungefähr den gleichen Betrag gegenüber dem distalen Ende von Zehe III zurück.
2. Das Trittsiegel weist einen sehr großen Zehenwinkel auf.
3. Alle drei Zehen sind ungefähr gleichwertig hinsichtlich ihrer Breite und in Relation zum ganzen Trittsiegel relativ schmal. Die einzelnen Phalangen unterscheiden sich daher hauptsächlich in der Länge. Die Phalangen von Zehe IV waren wahrscheinlich nur unwesentlich dünner als diejenigen von Zehe II und III.
4. Die distalen Enden der Metatarsalia liegen eng beieinander.

Paläoichnologische Vergleiche

Von den Fährten des Connecticut-Tales kommt den obigen Merkmalen *Eubrontes divaricatus* (E. HITCHCOCK) am nächsten, unterscheidet sich aber vom Rühlenbach-Trittsiegel durch ungefähr doppelte Größe sowie relativ breitere Zehen (vgl. Abb. 5B). Die offene Zuordnung des Rühlenbach-Trittsiegels zu *Grallator* sp. erfolgte aufgrund dieser Ähnlichkeit und unter Berücksichtigung des Umstandes, daß *Eubrontes* E. HITCHCOCK von OLSEN & GALTON 1984 als Synonym von *Grallator* E. HITCHCOCK bewertet wird. Die diagnostischen Merkmale dafür sind: die grallatorid schmalen Zehen, die ungefähr gleichweit hinter dem distalen Ende von Zehe III zurückliegenden Zehen II und IV sowie das Fehlen eines Eindrucks von Zehe I, welcher – wäre die Zehe I ausgebildet – bei der Tiefe des Trittsiegel-Eindrucks sicher vorhanden wäre.

Hingewiesen werden muß an dieser Stelle auch auf die Ähnlichkeit mit der Fährtengattung *Anomoepus* E. HITCHCOCK. Nach OLSEN & BAIRD 1986 (S. 77) und OLSEN & GALTON 1984 (S. 100) können als Erzeuger von *Anomoepus* sp. frühe Ornithischier gelten. *Anomoepus* sp. ist in zwei verschiedenen Erhaltungsformen überliefert, welche oft in einer Fährte vorkommen. Bei bipeder Fortbewegung entstanden relativ breite Fährten funktional dreizehiger Füße, wobei allerdings eine im Vergleich zu *Grallator* größere Zehe I fast immer einen Eindruck hinterließ. In Ruhe ist *Anomoepus* quadruped, Zehe I des Fußes ist manchmal in ihrer vollen Länge eingedrückt, der Zehenwinkel II–IV ist ein wenig kleiner als bei bipeder Fortbewegung und meist zeigt sich der Eindruck des Metatarsus (vgl. HAUBOLD 1971: 84 und OLSEN & GALTON 1984: 100).

Nach OLSEN & GALTON 1984 (S. 101) ist *Anomoepus* auf den Unteren Jura beschränkt. Mit dem Rühlenbach-Trittsiegel hat *Anomoepus* eine relativ kurze Mittelzehe, einen relativ großen Zehenwinkel und eine schmale Metatarsus-Phalangen-Gelenkregion gemeinsam. Dennoch kann fast sicher ausgeschlossen werden, daß das Rühlenbach-Trittsiegel, welches isoliert vorliegt, zu einer *Anomoepus*-Fährte gehört. Es fehlt ein Handeindruck, es fehlt der Eindruck von Zehe I und es fehlt ein Ein-

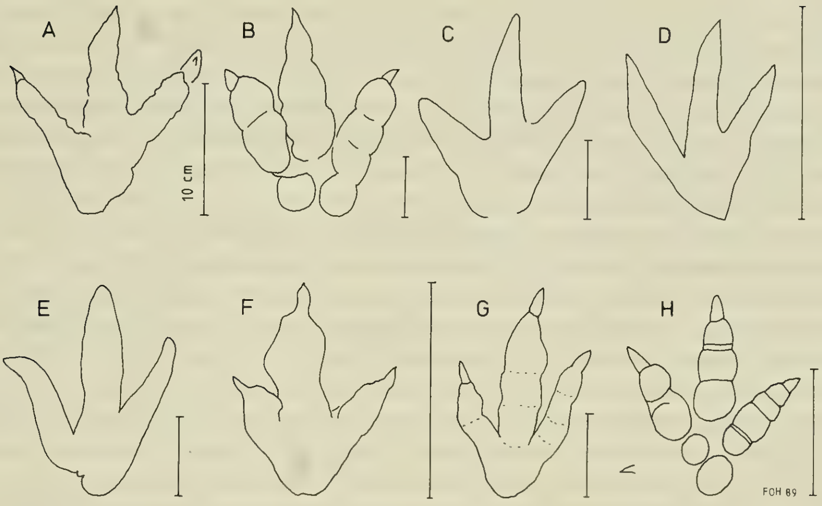


Abb. 5. Paläoichnologischer Vergleich des Rühlenbach-Trittsiegels (A) mit anderen Fährtenarten.
B: *Eubrontes divaricatus* (E. Hitchcock) (nach Lull 1953).
C: *Talmontopus tersi* Lapparent & Montenat 1967.
D: *Grallator* sp. (nach Hunt & Lucas 1989).
E: Tridactyles Trittsiegel vom Üerts dal Diavel (nach Furrer 1983).
F: *Syntarsus* Raath nahegestelltes Trittsiegel (nach Raath 1972).
G: *Coelurosaurichnus sassendorfensis* Kuhn 1958.
H: *Anomoepus crassus* (C. H. Hitchcock) (nach Lull 1953).

druck des Metatarsus. Hinzu kommen der Altersunterschied und die meist geringere Größe. Von den *Anomoepus*-Arten des Connecticut-Tales erreicht allein *A. crassus* (C. H. Hitchcock) die Größe des Rühlenbach-Trittsiegels (vgl. Abb. 5H). Diese *Anomoepus* betreffenden Überlegungen gelten sowohl für das Connecticut-Tal wie auch für die Stormberg-Formation Südafrikas. Parallelen zum Rühlenbach-Trittsiegel können auch hier in verschiedenen Grallatoriden gesehen werden (vgl. Olsen & Galton 1984: 98).

Aus dem Fährten-Vorkommen im Hettangium („Infralias“) von Le Veillon (Vendée) an der französischen Atlantikküste südlich von Les Sables d'Olonne ist die allerdings nur in wenigen, zum Teil schlecht erhaltenen Exemplaren bekannte Fährtengattung *Talmontopus* Lapparent & Montenat 1967 mit dem Rühlenbach-Trittsiegel vergleichbar. Die Typusart *T. tersi* Lapp. & Mont. 1967 unterscheidet sich zwar durch ihre Größe und eine längere Mittelzehe vom Rühlenbach-Trittsiegel, stimmt aber im großen Zehenwinkel, in der Gleichwertigkeit der Zehen hinsichtlich ihrer Breite und im ungegliederten Metatarsus-Phalangen-Gelenkbereich überein (vgl. Abb. 5C).

Vom Fundort Mesa Redona in New Mexiko stammt ein dem Rühlenbach-Trittsiegel sehr ähnliches Trittsiegel aus dem Nor, welches von Hunt & Lucas 1989 ebenfalls als *Grallator* sp. beschrieben wurde (vgl. Abb. 5D).

Bemerkenswert sind in diesem Zusammenhang auch tridactyle Trittsiegel aus dem oberen Nor des Üerts dal Diavel (Engadiner Dolomiten, Ostalpen). Diese von Furrer 1983 Carnosauriern zugeschriebenen Trittsiegel erfüllen die Merkmale des

Rühlenbach-Trittsiegels ebenfalls recht gut, sind aber wesentlich größer (vgl. Abb. 5E).

Aus der Oberen Trias Rhodesiens können für den Vergleich Trittsiegel herangezogen werden, welche Raath 1972 *Syntarsus* Raath 1969 nahestellt. Diese weisen eine lange Mittelzehe auf, haben aber mit dem Rühlenbach-Trittsiegel einen sehr großen Zehenwinkel und einen schmalen Metatarsus-Phalangen-Gelenkbereich gemeinsam (vgl. Abb. 5F).

Aus der fränkischen Obertrias weist die deutlich größere Fährtenart *Coelurosaurichnus sassendorfensis* Kuhn 1958 morphologisch die meisten Gemeinsamkeiten mit dem Rühlenbach-Trittsiegel auf. Es können hier ähnliche Phalangengelenk-Positionen, ein relativ großer Zehenwinkel und eine schmale Metatarsus-Phalangen-Gelenkregion festgestellt werden. Wesentliche Unterschiede sind in der Größe und in einer sehr dominanten Mittelzehe zu sehen (vgl. Abb. 5G). *Coelurosaurichnus kehli* Beurlen 1950 unterscheidet sich trotz oberflächlicher Ähnlichkeit vom Rühlenbach-Trittsiegel durch eine in Relation zu Zehe II und IV lange Mittelzehe (Beurlen 1950: 317).

Die für den paläoichnologischen Vergleich relevanten Fährtenarten (Abb. 5B bis G) können alle als Theropoden-Fährten bewertet werden (Haubold 1984, Furrer 1983, Raath 1972). Dies gilt auch für *Talmontopus* Lapp. & Mont. 1967. Die von Lapp. & Mont. 1967 aufgrund einer gewissen Ähnlichkeit mit *Iguanodon* Mantell vorgeschlagene Annäherung an die Ornithischier erscheint aufgrund des enormen Altersunterschiedes zu *Iguanodon* und des enormen Größenunterschiedes zu zeitgleichen Ornithischiern als nicht haltbar. Außerdem sind ungefähr zeitgleiche, große Theropoden bekannt (Welles 1984: 141).

Osteologische Vergleiche

Als Fährtenerzeuger des Rühlenbach-Trittsiegels können frühe Ornithischier weitgehend ausgeschlossen werden. Zwar zeigt *Scutellosaurus* Colbert 1981 die kurze Mittelzehne und ähnliche Phalangengelenk-Positionen wie der mutmaßliche Rühlenbach-Fährtenerzeuger (vgl. Colbert 1981: Fig. 30) und *Lesothosaurus* Galton 1978 sehr eng beieinanderliegende distale Enden der Metatarsalia (vgl. Thulborn 1972: Fig. 12), aber insgesamt betrachtet steht die Evolution der Ornithischier zur Zeit des Nor noch ganz an ihrem Anfang, und selbst geologisch jüngere Formen sind noch wesentlich kleiner als der mutmaßliche Rühlenbach-Fährtenerzeuger (Bonaparte 1976, Santa luca 1980, Colbert 1981, Thulborn 1972). Wie schon die paläoichnologischen Vergleiche andeuten, ist es am sinnvollsten, nach dem mutmaßlichen Fährtenerzeuger bei den Theropoden zu suchen.

Von den nach ihren Fußskeletten gut bekannten Theropoden der Oberen Trias und des Unteren Jura können allerdings einige aufgrund ihrer Größe und der speziellen Struktur ihres Fußskelettes als möglicher Rühlenbach-Fährtenerzeuger ausgeschlossen werden.

Procompsognathus E. Fraas (vgl. Baird 1957: 460) und *Segisaurus* Camp (vgl. Camp 1936: Taf. 3) sind deutlich kleiner und *Dilophosaurus* Welles (vgl. Welles 1984: Fig. 36) ist wesentlich größer als der Rühlenbach-Fährtenerzeuger. Außerdem haben alle drei Formen eine relativ lange Mittelzehe.

Coelophysis Cope hingegen steht dem Fährtenerzeuger des Rühlenbachtales durch seine fast gleiche Größe wesentlich näher (vgl. Ostrom 1969: Fig. 81a). Hauptsächlicher Unterschied des Fußskelettes von *Coelophysis* zum rekonstruierten Fußskelett des Rühlenbach-Fährtenerzeugers sind seine von den Metatarsus-Phalangengelenken aus sich proximad nicht verjüngenden, unverschmolzenen Metatarsalia und eine lange Mittelzehe. Obwohl *Coelophysis* beim Überqueren weichen Substrats sicher auch die Zehen spreizte, erzeugte *Coelophysis* wahrscheinlich doch meist grallatoride Trittsiegel mit mehr oder weniger subparallelen Zehen und einem in Relation zur Trittsiegelbreite relativ breiten Metatarsus-Phalangen-Gelenkbereich (vgl. Baird 1957: 461). Als dem Rühlenbach-Fährtenerzeuger nahestehend kann *Coelophysis* daher nicht vollkommen ausgeschlossen werden, erscheint aber unwahrscheinlich.

An dieser Stelle muß noch ein anderer Archosaurier bei der Betrachtung der Fußskelette berücksichtigt werden. *Trialestes* (Reig) aus der Oberen Trias Südamerikas (vgl. Abb. 6D) wurde ursprünglich von Reig als Podokesauride beschrieben (Reig 1963) und erst später aufgrund neuer Funde (Reig 1970: 291) als sehr dinosaurierähnlicher Krokodilier erkannt. Das Fußskelett von *Trialestes* stimmt mit dem rekonstruierten Fußskelett des Rühlenbach-Fährtenerzeugers hinsichtlich Größe, relativ kurzer Mittelzehe, Phalangengelenk-Positionen und Gleichwertigkeit der Zehen untereinander sehr gut überein. Als Rühlenbach-Fährtenerzeuger kommt *Trialestes* dennoch kaum in Frage, denn seine Metatarsus-Phalangen-Gelenkregion ist viel zu breit angelegt, und er erzeugte sicher kein so sehr vogelähnliches Trittsiegel wie das vorliegende.

Der für den Oberen Mittelkeuper wichtige *Liliensternus* (*„Halticosaurus“*) (Huene) ist deutlich größer und hat am distalen Ende von Metatarsale IV, und eben nur dort, eine gerundete Gelenkoberfläche (vgl. Huene 1934: Taf. 15). *Liliensternus* konnte daher nur Zehe IV extrem laterad abspreizen (vgl. Abb. 6C) und kann als Erzeuger großer Trittsiegel gelten, bei denen Zehenwinkel III–IV größer ist als Zehenwinkel II–III. Folgerichtig ordnet Baird 1957 die Fährtenarten *Eubrontes giganteus* E. Hitchcock (vgl. Lull 1953: Fig. 47) und *Anchisauripus minusculus* (E. Hitchcock) (vgl. Lull 1953: Fig. 43) einem *Liliensternus*-ähnlichen Coelurosaurier zu. Als Rühlenbach-Fährtenerzeuger kommt *Liliensternus* aufgrund dieser Überlegungen nicht in Betracht.

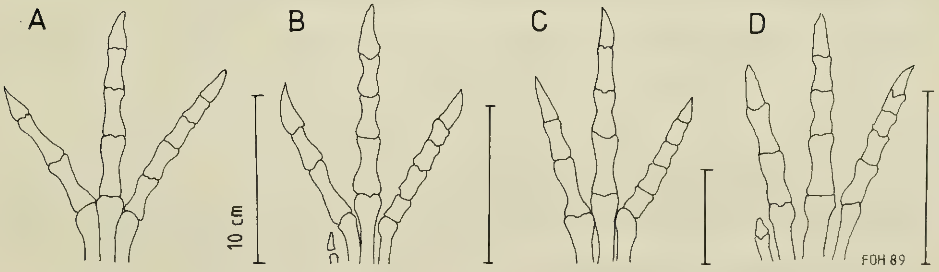


Abb. 6. Osteologischer Vergleich des rekonstruierten Fußskeletts des Rühlenbach-Fährtenerzeugers (A) mit anderen Fußskeletten.
B: *Syntarsus* Raath 1969, gezeichnet mit normal vergrößerten Zehenwinkeln II–III und III–IV.
C: *Liliensternus („Halticosaurus“) liliensterni (*Huene), gezeichnet nach Baird 1957 mit größtmöglichem Zehenwinkel III–IV.
D: *Trialestes (*Reig) (nach Reig 1963).

Das sehr vogelähnliche Trittsiegel des Rühlenbachtales setzt eine ganz spezielle Struktur des Metatarsus-Phalangen-Gelenkbereichs des Fährtenerzeugers voraus. Diese spezielle Struktur zeigt in idealer Weise das auch ungefähr in der Größe mit dem rekonstruierten Fußskelett des Rühlenbach-Fährtenerzeugers vergleichbare Fußskelett des oft als vogelähnlich bezeichneten Coelurosauriers *Syntarsus* RAATH 1969 (vgl. Abb. 6B). *Syntarsus* weist einen sehr schmalen Metatarsus auf, bei dem die Metatarsalia sehr eng beieinanderliegen. Metatarsale II und III sind im proximalen Bereich sogar untereinander und mit den entsprechenden Tarsalia verschmolzen. Metatarsale IV liegt frei, ist aber sehr an die Oberfläche von Metatarsale III angeschmiegt. Im Metatarsus-Phalangen-Gelenkbereich fallen die stark gerundeten distalen Enden von Metatarsale II und IV besonders auf (vgl. RAATH 1969: Fig. 6). Diese ermöglichten ein starkes, symmetrisches Spreizen der lateralen Zehen (RAATH 1969: 19; RAATH 1972: 3), wie dies beim Rühlenbach-Fährtenerzeuger der Fall war. Es können daher beim mutmaßlichen Rühlenbach-Fährtenerzeuger ebenfalls stark gerundete distale Enden an Metatarsale II und IV angenommen werden. Zehenwinkel vergleichbar dem Rühlenbach-Trittsiegel können bei *Syntarsus* als normal bezeichnet werden (RAATH 1972: 5). Die Metatarsalia verjüngen sich bei *Syntarsus* außerdem von den Metatarsus-Phalangen-Gelenken aus proximad sehr rasch. Auch dieser Sachverhalt trägt sicher zur Entstehung eines vogelähnlichen Trittsiegels bei und kann in ähnlicher Weise auch bei dem rekonstruierten Fußskelett des Rühlenbach-Fährtenerzeugers angenommen werden (vgl. Abb. 4 und Abb. 6A). Aufgrund dieser Ähnlichkeiten sind die Unterschiede zwischen dem Rühlenbach-Fährtenerzeuger und *Syntarsus* nicht prinzipieller Natur, sondern eher nur graduell. Berücksichtigt man, daß die Krallenphalange von Zehe II des rekonstruierten Fußskeletts des Rühlenbach-Fährtenerzeugers auch noch etwas länger angenommen werden kann, so sind die Zehen II bei *Syntarsus* und dem Rühlenbach-Fährtenerzeuger in Relation zu den Metatarsalia als praktisch gleich zu betrachten. Das Fußskelett von *Syntarsus* unterscheidet sich dann von dem rekonstruierten Fußskelett des Rühlenbach-Fährtenerzeugers eigentlich nur noch durch eine in Relation zu Zehe II etwas längere Zehe III und etwas kürzere Zehe IV.

Unter den Theropoden der Oberen Trias ist der Rühlenbach-Fährtenerzeuger aufgrund obiger Ausführungen wohl am besten charakterisiert als Coelurosaurier mit einem Fußskelett, das demjenigen von *Syntarsus* RAATH sehr ähnlich ist.

4. Literatur

BAIRD, D. (1957): Triassic reptil footprint faunules from Milford, New Jersey. – Bull. Mus. Comp. Zoology, **117**/5: 449–520; Cambridge/Mass.

BRENNER, K. (1973): Stratigraphie und Paläogeographie des Oberen Mittelkeupers in Südwest-Deutschland. – Arb. Inst. Geol. Paläont. Univ. Stuttgart, N.F. **68**: 101–222; Stuttgart.

BEURLEN, K. (1950): Neue Fährtenfunde aus der Fränkischen Trias. – N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **1950**: 308–320; Stuttgart.

BONAPARTE, J. F. (1976): *Pisanosaurus mertii* CASAMIQUELA and the origin of the Ornithischia. – J. Palaeont., **50**/5: 808–820; Tulsa/Okl.

CAMP, C. L. (1936): A new type of small bipedal dinosaur from the Navajo Sandstone of Arizona. – Univ. Calif. Publ., Bull. Dep. Geol. Sci., **24**/2: 39–56; Berkeley/Calif.

COLBERT, E. H. (1981): A primitive ornithischian dinosaur from the Kayenta-Formation of Arizona. – Bull. Mus. North. Ariz. Press., **53**: VII + 61 S.; Flagstaff.

Furrer, H. (1983): Dinosaurier in den Alpen. Fährtenplatten in der Trias der Schweiz. – Min. Mag., **2**: 64–69; Stuttgart.

Galton, P. M. (1978): Fabrosauridae, the basal family of ornithischian dinosaurs (Reptilia: Ornithopoda). – Paläont. Z., **52**, 1/2: 138–159; Stuttgart.

Haderer, F.-O. (1988): Ein dinosauroider Fährtenrest aus dem Unteren Stubensandstein (Obere Trias, Nor, km_4) des Strombergs (Württemberg). – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **138**, 12 S.; Stuttgart.

Haubold, H. (1971): Ichnia Amphibiorum et Reptiliorum fossilium. – Handb. Paläoherpet., Teil 18, 124 S.; Stuttgart (Fischer).

– (1984): Saurierfährten. – Neue Brehm-Bücherei, **479**, 231 S.; Wittenberg.

Hitchcock, E. (1858): Ichnology of New England. 220 S.; Boston.

Huene, F. v. (1934): Ein neuer Coelurosaurier in der thüringischen Trias. – Palaeont. Z. **16**: 145–170; Berlin.

Hunt, A. P. & Lucas, S. G. (1989): Late Triassic vertebrate localities in New Mexico. – *In:* Lucas, S. G. & Hunt, A. P. (Hrsg.): Dawn of the age of dinosaurs in the American southwest. New Mexico Mus. Nat. Hist.; Albuquerque.

Kant, H.-R. (1969): Geologische Kartierung der westlichen Frickenhofer Höhe zwischen Auerbach–Gschwender Rot–Federbach (Württemberg). – Dipl.-Arb. Univ. Tübingen. – [Mskr.]

Kuhn, O. (1958): Zwei neue Arten von *Coelurosaurichnus* aus dem Keuper Frankens. – N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **1958**: 437–440; Stuttgart.

Lapparent, A. F. de & Montenat, C. (1967): Les empreintes de pas de reptiles de l'infralias du Veillon (Vendée). – Mém. Soc. geol. France, n. Ser., **46**/2, Mém. 107, 44 S.; Paris.

Linck, O. (1948): Lebens-Spuren aus dem Schilfsandstein (Mittl. Keuper km_2) NW-Württembergs und ihre Bedeutung für die Bildungsgeschichte der Stufe. – Jh. Ver. vaterländ. Naturk. Württ., **97–101**: 1–100; Stuttgart.

– (1961): Lebens-Spuren niederer Tiere (Evertebraten) aus dem württembergischen Stubensandstein (Trias, Mittl. Keuper 4) verglichen mit anderen Ichnocoenosen des Keupers. – Stuttgarter Beitr. Naturk., **66**, 18 S.; Stuttgart.

Lull, R. S. (1953): Triassic life of the Connecticut Valley. – Bull. Geol. nat. Hist. Surv. Connecticut, **81**, 336 S.; Hartford.

Olsen, P. E. & Baird, D. (1986): The ichnogenus *Atreipus* and its significance for Triassic biostratigraphy. – *In:* Padian, K. (Hrsg.): The beginning of the age of dinosaurs, S. 61–87; New York (Cambridge University Press).

Olsen, P. E. & Galton, P. M. (1984): A review of the reptile and amphibian assemblages from the Stormberg of Southern Africa, with special emphasis on the footprints and the age of the Stormberg. – Palaeont. afr., **25**: 87–110; Johannesburg.

Ostrom, J. H. (1969): Osteology of *Deinonychus antirrhopus,* an Unusual Theropod from the Lower Cretaceous of Montana. – Bull. Peabody Mus. nat. Hist. Yale Univ., **30**: 1–165; New Haven.

Plieninger, W. H. Th. v. (1845): Über den englischen hydraulischen Cement. – Jh. Ver. vaterländ. Naturk. Württ., **1**: 157–159; Stuttgart.

Raath, M. A. (1969): A new coelurosaurian dinosaur from the Forest Sandstone of Rhodesia. – Arnoldia, **28**, 4: 1–25; Salisbury.

– (1972): First record of dinosaur footprints from Rhodesia. – Arnoldia, **27**, 5: 1–5; Salisbury.

Reig, O. A. (1963): La presencia de dinosaurios saurisquios en los „Estratos de Ischigualasto" (Mesotriásico Superior) de las provincias de San Juan y la Rioja (República Argentina). – Ameghiniana, **3**/1: 3–20; Buenos Aires.

– (1970): The Proterosuchia and the Early Evolution of the Archosaurs, an Essay about the Origin of a Major Taxon. – Bull. Mus. Comp. Zoology, **139**/5; Cambridge/Mass.

Santa Luca, A. P. (1980): The postcranial skeleton of *Heterodontosaurus tucki* (Reptilia, Ornithischia) from the Stormberg of South Africa. – Ann. S. Afr. Mus., **79**/7: 159–211; Johannesburg.

Stoll, H. (1929): Versuch einer stratigraphischen Gliederung des Stubensandsteins im westlichen Württemberg. – Diss. Univ. Tübingen, 63 S.; Tübingen.

THULBORN, R. A. (1972): The post-cranial skeleton of the Triassic ornithischian dinosaur *Fabrosaurus australis.* – Palaeontology, **15**/1: 23–60; London.

WELLES, S. P. (1984): *Dilophosaurus wetherilli* (Dinosauria, Theropoda) Osteology and Comparisons. – Palaeontogr., A, **185**: 85–180; Stuttgart.

Anschrift des Verfassers:

Dipl.-Ing. F.-O. Haderer, Höhenweg 8, Aichelberg, D-7307 Aichwald 2.

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-8530 Neustadt a. d. Aisch

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 161	13 S., 8 Abb.	Stuttgart, 31. 8. 1990

Ein verkieseltes *Erythrophloeoxylon*-Holz (Caesalpinoideae) aus der Dominikanischen Republik (Karibik)

A Silicified *Erythrophloeoxylon* Wood (Caesalpinoideae) from the Dominican Republic (Caribbean)

Von Alfred Selmeier, München

AUG 8 1991
LIBRARIES

Mit 8 Abbildungen

Summary

A silicified wood from the Dominican Republic has been studied by thin sections, compared with Recent and fossil woods of several genera, and is described here as *Erythrophloeoxylon beynai* n. sp.

The geological age of this fossil wood is not known with certainty. The wood has been found near Jarabacoa, some 15 km SW La Vega in the Northern part of the Dominican Republic. This is an area of metamorphic rocks of unknown age and of Upper Cretaceous rocks (according to the geological map by Zoppis 1969).

Zusammenfassung

Ein Kieselholz aus der Dominikanischen Repbulik wird anhand von Dünnschliffen anatomisch untersucht, mit rezenten und fossilen Hölzern verschiedener Gattungen verglichen und als *Erythrophloeoxylon beynai* n. sp. beschrieben.

Das geologische Alter des Kieselholzes ist nicht sicher bekannt. Der Fundort bei Jarabacoa, ca. 15 km SW La Vega im Norden der Dominikanischen Republik, liegt in einem Bereich, in dem großflächig metamorphe Gesteine unbekannten Alters und Vulkanite der Oberkreide anstehen (geologische Karte von Zoppis 1969).

I. Einleitung

Die Insel Antigua und andere karibische Inseln sind seit langer Zeit als Fundstätten verkieselter Hölzer bekannt. In vielen Sammlungen Europas liegen Belege. Schon im Jahr 1835 wurden 200 versteinerte Holzreste erwähnt (Göppert 1850: 3, Fußnote I). In seiner 1849 mit einer Goldenen Medaille und 100 Gulden „gekrönten Preisschrift“ mit dem Titel „Monographie der fossilen Coniferen“ schreibt Göppert

(1850: 131): „. . . dagegen lieferten die versteinten Hölzer aus der Kreideformation der Insel Antigua in Westindien zwar viel verkieseltes Holz von Mono- und Dicotyledonen, aber unter 100 untersuchten Exemplaren auch nicht eins von Coniferen".

Es war Felix (1882, 1883), der anhand von Dünnschliffen erstmals Kieselhölzer aus der Karibik anatomisch untersuchte (1882: Studien über fossile Hölzer; 1883: Die fossilen Hölzer Westindiens). Es sind ausschließlich Laubhölzer und Palmen, Coniferen fehlen. Von der Insel Antigua, Kleine Antillen, beschreibt Felix (1882, 1883) *Anacardioxylon spondiaeforme, Cassioxylon anomalum, Ebenoxylon diospyroides,* 4 *Helitoxylon*-Arten („geben sich . . . als Lianenhölzer zu erkennen"), *Schmiedeliopis zirkelii,* 3 *Taenioxylon*- und 5 *Palmoxylon*-Arten.

Die mit Leguminosen vergleichbaren Hölzer der Sammlung Felix (*Taenioxylon*-Arten) wurden von Müller-Stoll & Mädel (1967) anhand der Originalschliffe (Geologisch-Paläontologisches Institut der Universität Leipzig) nachuntersucht und der neu aufgestellten fossilen Gattung *Erythrophloeoxylon,* Typusart *Erythrophloeoxylon varians* (Felix), zugewiesen.

Soweit bekannt, wurden keine weiteren fossilen Hölzer aus der Karibik seit Felix (1882, 1883) beschrieben oder bestimmt.

Einige Hinweise zur Methode der Bestimmung versteinerter Hölzer: Nur mit Hilfe von genau orientierten Dünnschliffen in drei verschiedenen Schnittrichtungen (quer, tangential und radial) ist es möglich, die Feinstruktur eines Holzrestes zu untersuchen. Die erhalten gebliebenen anatomischen Merkmale werden mit jenen rezenten und fossilen Hölzern verglichen, welche die größte Ähnlichkeit mit der jeweils vorliegenden Probe aufweisen. Man verwendet rezente Verlgeichspräparate (Dünnschnitte) großer Holzsammlungen (Xylotheken) sowie Spezialliteratur, neuerdings auch computerunterstützte Verfahren (Wheeler et al. 1986). Die Zahl der heute lebenden Holzgewächse (Arten) wird auf 25 000–30 000 geschätzt (Wagenführ & Scheiber 1985), von denen aber erst etwa 1500 wissenschaftlich hinreichend untersucht sind. Der wissenschaftliche Name für bestimmbare versteinerte Hölzer wird nach international vereinbarten Nomenklaturregeln gebildet. Da von dem einst lebenden Baumindividuum oder Strauch weder Blüten noch Blätter, Früchte, Samen oder Pollen vorliegen, sondern nur „Holz", kann eine verläßliche Rekonstruktion der unbekannten Gesamtpflanze nicht gewagt werden. Der Namensbestandteil *xylon* (= griechisch für Holz) soll daher andeuten, daß eine große Ähnlichkeit der Holzstruktur mit dem anatomischen Feinbau einer heute noch lebenden Gattung besteht, z. B. *Quercoxylon,* Ähnlichkeit mit dem Holz von *Quercus*-Arten (Eichen).

Dank

Mein Dank gilt dem Sammler Herrn Erich Beyna, Santo Domingo, sowie dem Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart (Dr. D. Schlee) für die Möglichkeit der Untersuchung; Herrn H. Mertel, Institut für Paläontologie und historische Geologie, München, für die Anfertigung der Dünnschliffe, Herrn Dr. D. Grosser, Institut für Holzforschung der Universität München für die Erlaubnis zur Nutzung der Präparatesammlung rezenter Hölzer (Xylothek).

2. Das verkieselte *Erythrophloeoxylon*-Holz aus der Dominikanischen Republik

Ordnung Fabales (Leguminosae)
Familie Caesalpiniaceae
Organgattung: *Erythrophloeoxylon* MÜLLER-STOLL & MÄDEL 1967

Typusart: *Erythrophloeoxylon varians* (FELIX) MÜLLER-STOLL & MÄDEL 1967: 119–120, Abb. 5, Taf. 29, Fig. 27–28

Diagnose der Organgattung *Erythrophloeoxylon* MÜLLER-STOLL & MÄDEL (1967): Gefäße gleichmäßig verteilt, einzeln und in kurzen radialen Gruppen, Durchbrechungen einfach, Hoftüpfel alternierend, mittelgroß, zwischen Gefäßen und Markstrahl- oder Parenchymzellen ebenso gebaut; Libriformfasern nicht septiert; Holzparenchym vasizentrisch-aliform, oft confluent, auch entfernter stehende Gefäße durch schmale, tangentiale oder wellige, kürzere oder längere Parenchymbänder verbunden, diese zwischen den Gefäßen oft verschmälert; an den Zuwachsgrenzen teilweise Initial- oder Terminalparenchym, Markstrahlen 1–4 Zellen breit, homogen oder schwach heterogen, Tendenz zu Stockwerkbau teilweise vorhanden.

Das neue Fundstück stimmt mit dieser Gattungsdiagnose überein. Die neue Spezies wird im folgenden beschrieben.

2.1. Beschreibung

Erythrophloeoxylon beynai n. sp.

Abb. 1–8

Holotypus: Verkieseltes Sekundärholz, scheibenförmiger Querschnitt 9,5 x 6,5 cm, Dicke 1,9 cm; hiervon wurden Abschnitte und drei Dünnschliffe angefertigt. Ihre Maße sind 3 x 1,5 cm (Querschliff), 1,5 x 1,3 cm (Tangentialschliff) bzw. 2,2 x 1,7 cm (Radialschliff); Farbe hellbraun bis braunrötlich. Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Inventarnummer P. 1546.

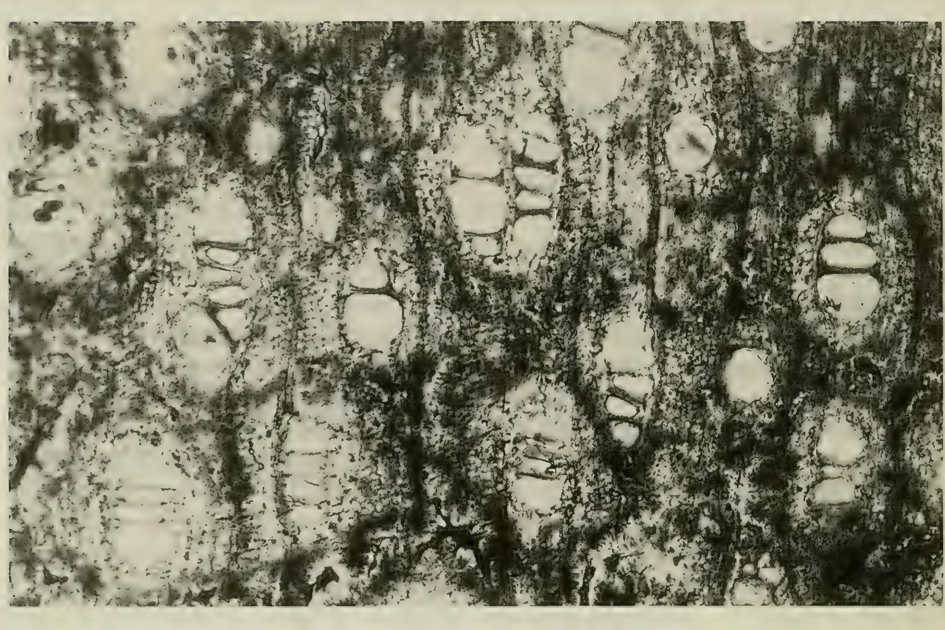
Stratum typicum: Das geologische Alter des Holzstücks ist nicht sicher bekannt.

Locus typicus: Der Fundort liegt bei Jarabacoa, ca. 15 km SW La Vega im Norden der Dominikanischen Republik. Der Fundort liegt (nach der geologischen Karte, Blatt Hoja, von ZOPPIS 1969) in einem Gebiet, in dem großflächig metamorphe Gesteine unbekannten Alters – „rocas metamórficas, edad desconocida", l.c.: 19–70 – und vulkanische Gesteine der Oberkreide anstehen.

Derivatio nominis: *E. beynai* n. sp. ist nach dem Finder, Herrn Erich Beyna, benannt, der das Stück dem Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart stiftete.

Erhaltung. – Das Holzstück ist in seiner Feinstruktur ausreichend erhalten, so daß zahlreiche Einzelheiten in den Dünnschliffen untersucht werden können. Das Stück ist außen hell- bis rötlichbraun, innen vorwiegend dunkelgrau getönt und mit rötlichbraunen Zonen durchsetzt. Gefäße, Holzstrahlen und Parenchym sind schon mit bloßem Auge oder der Lupe sichtbar. Nur in einer relativ kleinen Randzone des Querschliffes ist die Parenchym- und Libriformstruktur unversehrt erhalten geblieben. Im größten Teil des Querschliffes sind die Bereiche der Holzfasern und somit auch die confluenten Parenchymbänder so stark zerstört, daß eine ausschließlich paratracheal-aliforme Parenchymverteilung vorgetäuscht wird (Abb. 1). Die unveränderte Parenchymanordnung, paratracheal-aliform und confluent (Gefäße verbindend) ist aus Abb. 2 ersichtlich.

Artdiagnose. – Sekundärholz ohne erkennbare Zuwachszonen, Gefäße zu 19% einzeln, radiale Gruppen zu 2–3 (–10), Tendenz zu tangentialer Gruppierung, Lumina mit Inhaltsstoffen, Tüpfel dicht und sehr klein, Parenchym paratracheal-ali-



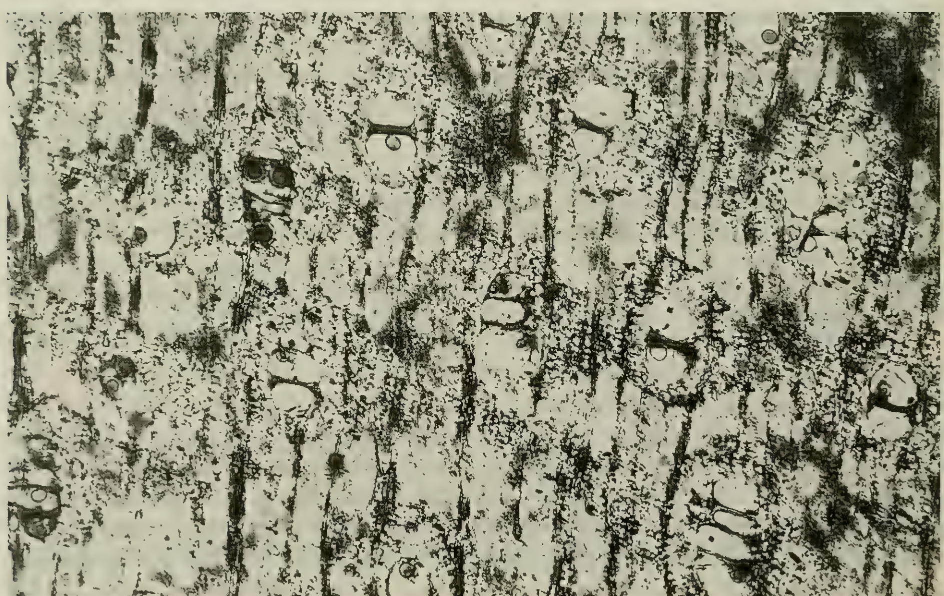


Abb. 1+2. *Erythrophloeoxylon beynai* n. sp., Querschliffe.
1: Gefäße zerstreutporig, Libriform stark abgebaut (dunkel), confluentes Parenchym zerstört. – x 55.
2: Confluentes Parenchym vorhanden, auch weit entfernte Gefäße umschließend. – x 55.

form, häufig confluent in wellenförmigen Bändern, auch weit entfernte Gefäße verbindend, kristallführende axiale Zellreihen, Holzstrahlen 1–3 Zellen breit, 8–25 Zellen hoch, homogen.

Topographie. – Zuwachszonen nicht erkennbar, eventuell angedeutet durch Größenunterschiede einiger Gefäßbereiche, Gefäße (Abb. 1–4) verstreut, gleichmäßig verteilt (Abb. 1–2), einzeln und in radialen Gruppen zu 2 – 5 – (7) – (10), teils Neigung zu diagonaler oder tangentialer Anordnung, schwache Tendenz zur Bildung wenigporiger Nester, Längsachse von Zwillingssporen bisweilen diagonal orientiert, Gefäßdichte (Zählung nach Wheeler 1988, Fig. 3) 6–17 (20 Messungen), im Mittel 10,8, Einzelgefäße je mm^2 0–4, Anteil im Mittel 18,8%. Zwischen 2 Holzstrahlen meist 1 Gefäß oder ein radial orientierter Porenstrahl, Gefäße meist einseitig an Holzstrahlen grenzend, übrige Begrenzung Parenchym. Libriformfasern die Grundmasse des Holzes bildend (Anteil ca. 50%), in mehr oder weniger ausgeprägten radialen Reihen 3–13 zwischen 2 Holzstrahlen, im größten Teil des Querschliffes stark abgebaut und dunkel gefärbt (Abb. 1). Holzparenchym vasizentrisch – aliform (Abb. 1–3), Gefäße von geflügeltem Parenchym umgeben, häufig confluent, auch weit entfernte Gefäße von welligen, tangentialen oder schrägen Parenchymbändern umgeben (Abb. 2), Gefäße in 2–5 mm Entfernung teils noch vom gleichen, tangentialen Parenchymband umgrenzt; Kristallführende, gekammerte schmale Schläuche im Tangentialschliff vielfach in Kontakt mit Holzstrahlen sichtbar (Abb. 8), Maße z. B. 38 Zellen hoch (600 µm), meist jedoch niedriger. Holzstrahlen 7–11, Mittel 9 je mm, den Gefäßen schwach wellig ausweichend, im Tangentialbild schmal spindelförmig, schwach heterogen, manchmal vertikal verlängerte Kantenzellen, bisweilen einreihige, verlängerte Fortsätze von 100–150 µm Länge (Abb. 7), 1–2reihig, 3 Zellen breite Strahlen selten, Breite der einreihigen Strahlen 14–35 µm, 2reihige 25–42 µm, 3reihige 35–70 µm breit; einreihige Strahlen z. B. 8–25 Zellen (190–440 µm) hoch, zweireihige z. B. 18 Zellen hoch (370 µm), dreireihige z. B. 23 Zellen hoch (380 µm), Strahlen etwa 6–33 Zellen hoch (130–500 µm, Mittel 320 µm).

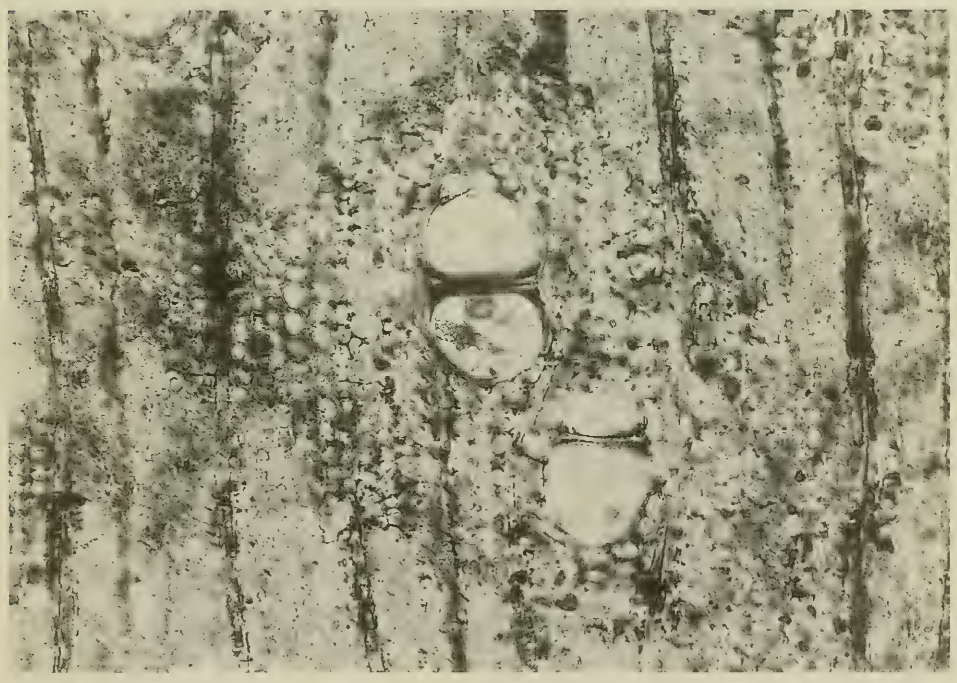


Abb. 3. *Erythrophloeoxylon beynai* n. sp., Querschliff. Paratracheal-aliformes Parenchym und radial laufende Holzstrahlen. – x 110.

Maße und Form der Holzelemente. – Gefäße von rundlichem bis ovalem Querschnitt, Durchmesser der Einzelgefäße tangential 90–160 µm, radial 110–210 µm, Gefäße in radial orientierten Gruppen gegeneinander abgeplattet (Abb. 1–4), Zwillingsporen tangential 110–200 µm, radial 180–270 µm, vierporige Gefäßgruppen tangential 80–200 µm, radial 210–410 µm, fünfporige Gefäßgruppe z. B. tangential 180 µm, radial 360 µm, Wanddicke 5–8 µm, Länge der Gefäßglieder 220–610 µm, Durchbrechungen einfach, wenig geneigt (Abb. 5–6), Gefäßtüpfel dicht, alternierend, sehr klein (Abb. 5), Durchmesser 2,5–4 µm, Höfe polygonal, Tüpfel zwischen Gefäßen und Holzstrahl- oder Parenchymzellen, soweit erhalten, von gleicher Struktur; Gefäße vielfach mit gelblich-braunen Inhaltsstoffen. Libriformfasern im Querschnitt rundlich bis polygonal, Durchmesser 10–28 µm, teils noch dickwandige Fasern mit kleinem Lumen sichtbar, Wanddicke 5–6 µm, nicht septiert. Holzparenchymzellen dünnwandig, vertikale Reihen bildend (Abb. 5 + 7), Tendenz zu Stockwerkbau, radial z. B. 12–35 µm, tangential 20–30 µm, vertikal 75–140 µm. Holzstrahlenzellen: liegende Formen, radiale Länge aus Erhaltungsgründen schwer erkennbar, tangential 12–25 µm, vertikal 12–25 µm, einreihige Holzstrahlzellen häufig von quadratischer Form, z. B. tangential 20 µm, vertikal 17, 5 µm; Kantenzellen zylindrisch, vertikal etwas verlängert, z. B. 30–40 µm. Kristallführende, vertikale Zellreihen an Längsschliffen sichtbar (Abb. 8).

2.2. Vergleich mit rezenten Hölzern

Dünnschnittpräparate (Xylothek; Institut für Holzforschung der Universität München; Stern 1988, Index Xylariorum, S. 229–230):

Amblygonocarpus obtusangulus Harms, Mozambique; – *A. Schweinfurthii,* RAKF-Nr. 1846, Ost-Afrika; – *Adenanthera tamarindifolia* Roxb., HM-Nr. 2097, Java u. RAKF-Nr. 4697, Ost-Afrika; – *Caesalpinia melanocarpa, RAKF-Nr. 575, Argentinien; – C. granadillo,* Venezuela; – *C. sepiaria, RAKF-Nr. 575 u. RAKF-Nr. 1727, Ost-Afrika; – Erythrophloeum africanum,* RAKF-Nr. 1771, Ost-Afrika u. RAKF-Nr. 5837; – *E. Fordii* Oliv., HM-Nr. 505, N-Indochina; – *E. guineense,* HM-Nr. 2994, Port. Guinea u.

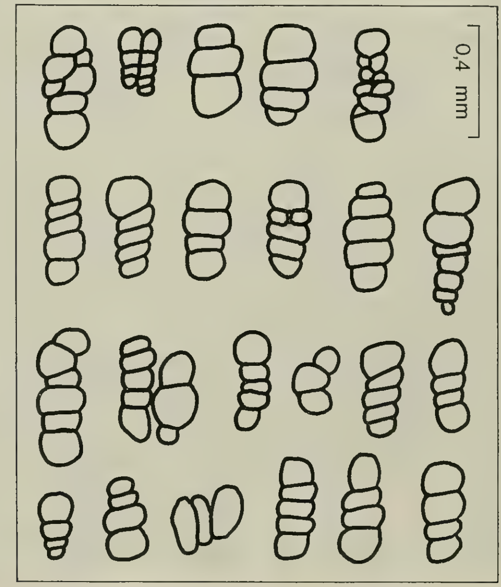


Abb. 4. *Erythrophloeoxylon beynai* n. sp., Querschliff. Auswahl mehrzähliger radialer Porengruppen, teils tangentiale Gruppierung.

RAKF-Nr. 1884 Ost-Afrika u. RAKF-Nr. 2233, Côte d'Afrique u. RAKF-Nr. 4409, RAKF-Nr. 5851 u. RAKF-Nr. 7954; – *E. micranthum* HARMS, HM-Nr. 526, W-Afrika; – *Trachylobium verrucosum,* RAKF-Nr. 1565, Ost-Afrika – *Vouacapoua americana* AUBL., HM-Nr. 579, Suriname u. HM-Nr. 1406, Guayana u. RAKF-Nr. 2275 u. RAKF-Nr. 7101, Brasilien.

Literatur: BAREFOOT & HANKINS 1982, CARLOUIST 1988, GREGORY 1980, KRIBS 1959, METCALFE & CHALK 1950 u. 1985, MILES 1978, MÜLLER-STOLL & MÄDEL 1967, NORMAND 1950, WAGENFÜHR & SCHEIBER 1985.

Diagnostisch wichtige Merkmale des Fossilrestes:

(1) Gefäße gleichmäßig verteilt, einzeln und in radialen Gruppen, gelblich-braune Inhaltstoffe.

(2) Durchbrechungen der Gefäße einfach, Tüpfel klein, dicht und alternierend, Libriformfasern nicht septiert.

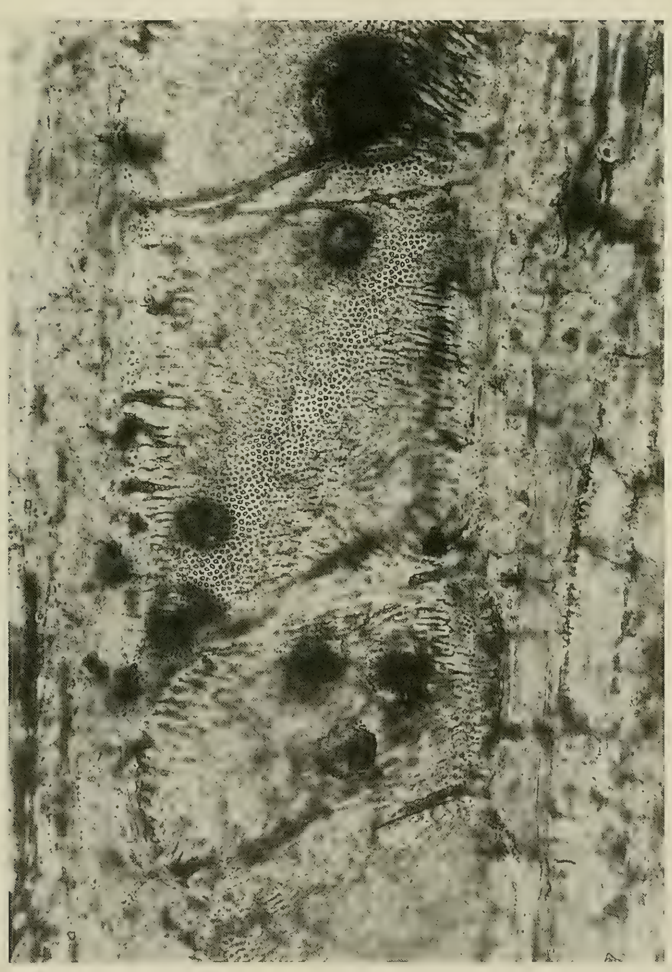


Abb. 5. *Erythrophloeoxylon beynai* n. sp., Tangentialschliff. Gefäßwand mit dicht stehenden, kleinen Tüpfeln. – x 315.

(3) Holzparenchym paratracheal-aliform, häufig wellig confluent, weit entfernte Gefäße umgrenzend, axial verlaufende gekammerte Zellreihen mit Einzelkristallen.

(4) Holzstrahlen 1–3 Zellen breit, homogen, schwache Tendenz zur Heterogenität.

Der verkieselte Stammrest zeigt anatomische Merkmale, deren Kombination für Leguminosen-Hölzer typisch ist. Ähnlichkeit besitzen Bignoniaceae und *Terminalia*-Arten (Combretaceae), beide jedoch ohne Kristalllkammer-Schläuche. Durch meist einreihige Holzstrahlen und septierte Fasern können Gehölze der Sapindaceae unterschieden werden.

Leguminosen-Gehölze mit den charakteristischen Merkmalen des Fossilrestes (aliform-confluentes Holzparenchym, unseptierte Fasern, schmale Holzstrahlzellen) finden sich bei folgenden Gattungen: *Adenanthera, Amblygonocarpus, Caesalpinia, Campsiandra, Cryptosepalum, Erythrophloeum, Trachylobium* und *Vouacapoua.* Unter den zur Verfügung stehenden Dünnschnittpräparaten zeigen sich Ähnlichkeiten (*Erythrophloeum africanum*), jedoch keine Übereinstimmung in allen Einzelmerkmalen. Die Ausbildung des confluenten Parenchyms ist typisch für den Fossilrest, ein Merkmal, das von allen Autoren bei *Erythrophloeum* beschrieben und abgebildet wird (KRIBS 1959: 81; NORMAND 1950, Taf. XLIV; WAGENFÜHR & SCHEIBER 1985: 323; Anteil des Parenchyms „etwa 32%"). Dieser hohe Anteil des Parenchyms ist bereits am Querschnitt des Handstückes gut zu sehen (Lupe), am Dünnschliff vergrößert in Abb. 2. Nicht unerwähnt soll bleiben, daß innerhalb der 9 rezenten

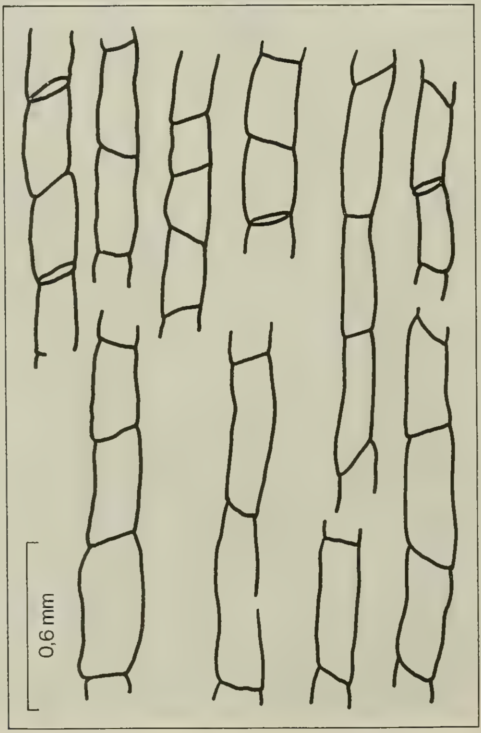


Abb. 6. *Erythrophloeoxylon beynai* n. sp., Tangentialschliff. Form und Länge erhalten gebliebener Gefäßglieder.

Erythrophloeum-Proben Größe und Anordnung der Gefäße sehr verschieden sind. Vergleicht man Abbbildungen (Kribs 1959, Fig. 409; Normand 1950, Taf. XLIV, Wagenführ & Scheiber 1985: 325) mit dem Fossilrest, so fällt auf, daß bei rezenten Proben überwiegend Einzelgefäße und Zwillingsporen vorliegen, die vielen Porengruppen (Abb. 4) jedoch fehlen. Alle Autoren verweisen auf die Inhaltsstoffe der Gefäße (Kribs 1959: 81; lumina with reddish gum or yellow deposits), auch im Fossilrest vielfach sichtbar. Der Nachweis axialer, gekammerter Zellreihen mit Einzelkristallen im Fossilrest (Abb. 8) wird für rezente Proben bestätigt (Brazier & Franklin 1961: 48; chambered crystalliferous strands were observed in both species but were of more regular occurence in *Erythrophleum guinense*).

Unter Berücksichtigung der Variationsbreite rezenter Arten kann festgestellt werden, daß der Fossilrest mit der Gattung *Erythrophloeum* die größte Ähnlichkeit aufweist.

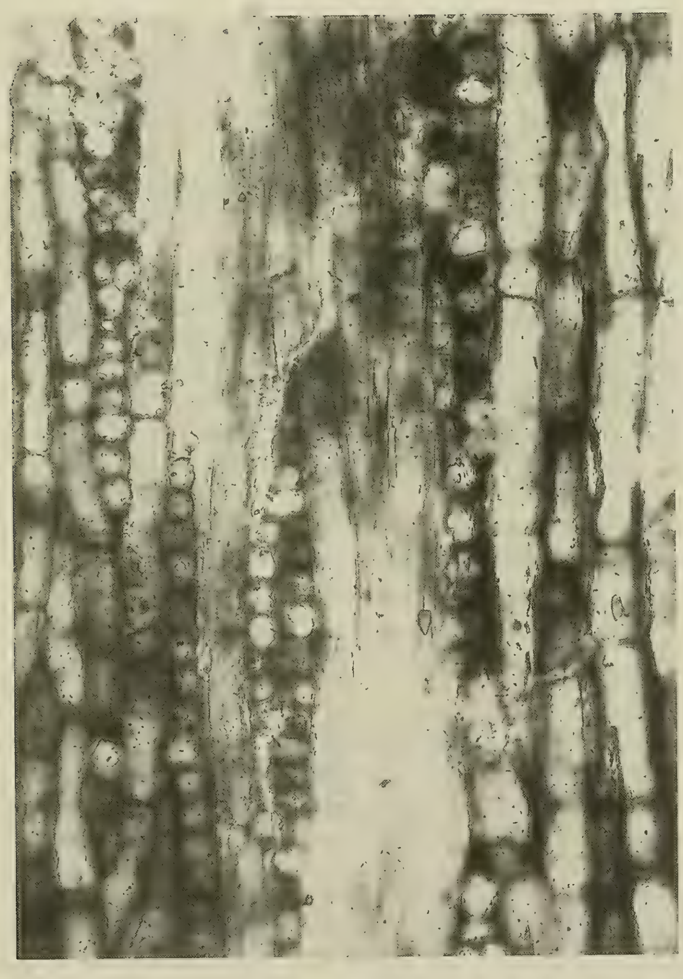


Abb. 7. *Erythrophloeoxylon beynai* n. sp., Tangentialschliff. Holzstrahlen, Holzparenchym und eine Reihe gekammerter, kristallführender Zellen. – x 315.

2.3. Verleich mit anderen fossilen Hölzern

Von der Insel Antigua, Kleine Antillen, beschrieb Felix (1882) ein Laubholz, das in seiner Struktur große Ähnlichkeit mit dem vorliegenden Kieselholz aufweist. Ferner kommen Kieselhölzer aus „Ostindien", Südindien und Frankreich für einen Vergleich in Frage.

Taenioxylon (Felix 1882: 63–64). – Diagnose: Die Gefäße reichlich von Parenchym umgeben. Dieses zeigt stets eine Tendenz zur tangentialen Anordnung, indem sich die aus ihm bestehenden Gruppen tangential verbreitern, sich mit denen benachbarter Gefäße vereinigen, und schließlich regelmäßige tangentiale Binden bilden. Die parenchymatischen Elemente sind stets dünnwandiger als die des Libriforms und heben sich daher deutlich von diesen ab.

(1) *Taenioxylon blanfordii* (Felix 1882: 13–14, Taf. 1, Fig. 5–6) = *Erythrophloeoxylon blanfordii* (Felix) n. comb. (Müller-Stoll & Mädel 1967: 121–122, Abb. 6, Taf. 29, Fig. 29–31, Taf. 30, Fig. 32–34). Fundort: „Ost-Indien". Alter unbekannt.

(2) *Taenioxylon varians* (Felix 1882: 64–65, 1883: 10–11, Taf. 1, Fig. 3–4) = *Erythrophloeoxylon varians* (Felix) n. comb., Müller-Stoll & Mädel 1967: 119–120, Abb. 5, Taf. 29, Fig. 27–28). Fundort: Insel Antigua, Kleine Antillen. Alter unbekannt. Material: Kleiner Stamm, Durchmesser max. 4,7 cm.

(3) *Caesalpinioxylon feistmantali* (Ramanujam 1960: 122, Abb. 27–31, Taf. 23–24) = *Erythrophloeoxylon feistmantelii* (Ramanujam) n. comb. (Müller-Stoll & Mädel 1967: 123). Fundort: Murttanqui (Mortandra) bei Pondicherry, Süd-Indien. Alter: Miozän-Pliozän, Cuddalore series.

(4) *Caesalpinioxylon sitholeyi* (Ramanujam 1954: 43–46, Abb. 5–8, Taf. 1, Fig. 5–6, Taf. 2, Fig. 7–9) = *Erythrophloeoxylon sitholeyi* (Ramanujam) n. comb. (Müller-Stoll & Mädel 1967: 122). Fundort: Murttanqui (Mortandra) bei Pondicherry, Süd-Indien. Alter: Miozän-Pliozän, Cuddalore series.

(5) *Leguminoxylon schoelleri* (Boureau 1957: 181, Taf. 1, Abb. 1–2) = *Erythrophloeoxylon schoelleri* (Boureau) n. comb. (Müller-Stoll & Mädel 1957: 123). Fundort: Laruscade (Gironde), SW-Frankreich. Alter: Mittleres Oligozän, Stampien.

Die größte Ähnlichkeit mit dem hier bearbeiteten Neufund, *Erythrophloeoxylon beynai* n. sp. zeigen *Erythrophloeoxylon varians* (Felix) u. *E. blanfordii* (Felix), beide nov. comb. Müller-Stoll & Mädel 1967. Diese Hölzer von der Insel

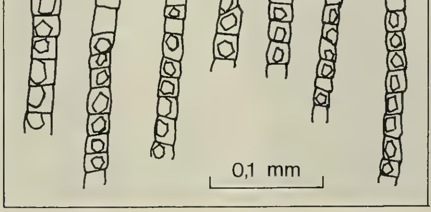


Abb. 8. *Erythrophloeoxylon beynai* n. sp., Tangentialschliff. Kristallführende, gekammerte Parenchymzellen mit je einem Einzelkristall (Calciumoxalat).

Antigua, Kleine Antillen, bzw. aus „Ost-Indien", haben „kristallführende, gekammerte Schläuche in langen vertikalen Zellreihen" (l.c.: 119, 121), ein Merkmal, das auch dem Kieselholz aus der Dominikanischen Republik eigen ist (Abb. 8). CARLOUIST (1988: 219) verweist auf Probleme der Terminologie bei der Beschreibung dieser parenchymatischen Zellstrukturen („Subdivided crystal-bearing axial parenchyma cells are often denoted with the descriptive term ›chambered crystal‹ and axial parenchyma cells may be subdivided into cells each of which contains one crystal". Dieser Bautyp ist beim vorliegenden Fossilrest vorhanden (Abb. 7 und 8).

Während für *E. varians* (Antigua) und *E. blanfordii* („Ost-Indien") Inhaltsstoffe der Gefäße weder erwähnt noch abgebildet sind (MÜLLER-STOLL & MÄDEL 1967:121–123), macht RAMANUJAM (1954, 1960) bei vergleichbaren Fossilfunden aus Indien (*Caesalpinioxylon sitholeyi* und *C. feistmantali*) auf dieser Eigenheit im Text und in Zeichnungen besonders aufmerksam: „The vessels are either usually empty or filled with a dark coloured substance" (1954: 43); „The vessels are either empty or filled with a light brown deposit" (1960: 123). Auch die Gefäße des vorliegenden Fossilrestes führen reichlich Inhaltsstoffe, nicht gezeichnet in den Abb. 4 u. 6.

Vergleicht man die Querschliffe bisher beschriebener Funde, so fällt auf, daß mehrzählige Porengruppen fehlen oder äußerst selten sind; Beispiele hierfür sind:

„. . . mostly solitary, although radial groups of 2–3 vessels are not uncommon" – RAMANUJAM (1954: 43; Text-Fig. 5 zeigt nur Einzelgefäße).

„Radial multiples of 2–4 vessels are found locally" – RAMANUJAM (1960: 123; Text-Fig. 27 zeigt neben zwei Zwillingsporen nur Einzelgefäße, auf Taf. 23, Fig. 43 u. 44 fehlen Porengruppen).

Die Querschliffe von *E. varias* (FELIX) und *E. blanfordii* (FELIX), Zeichnungen Abb. 5 u. 6 (MÜLLER-STOLL & MÄDEL 1967), erreichen nicht annähernd jenes Bild mehrzähliger Poren, wie dies aus Abb. 4 ersichtlich ist. Selbst bei mittlerer Vergrößerung (Mikroskop) sind beim vorliegenden Holz mehrere, vielzählige Porengruppen stets im Blickfeld. Diese Feststellung ist durch Zählungen an 20 verschiedenen Stellen des Querschliffes belegt. Nach der von WHEELER (1986: Fig. 3) vorgeschlagenen Methode wurde der Anteil der Einzelgefäße ermittelt (19%). Die von *Erythrophloeoxylon varians* (FELIX) und *E. blanfordii* (FELIX) erheblich abweichende Gefäßstruktur wird als artabgrenzend gedeutet.

2.4. Ökologische Hinweise
Standort und Klima von *Erythrophleum*

Nach ENGLER (1964: 227) umfaßt die Gattung *Erythrophleum* (Schreibweise ENGLER) 17 Arten mit palaeotropischer Verbreitung. In der holzanatomischen Literatur sind nur wirtschaftlich genutzte Arten erwähnt, z. B. *E. guinense* D. DON. oder *E. micranthum* HARMS (*E. ivorense* A. CHEV.). Bekanntlich sind bei Tropenhölzern 3 verschiedene Arten der Namengebung zu beachten: (a) Botanischer oder wissenschaftlicher Name, (b) Handelsname (Tali), (c) Name der Eingeborenen (z. B. Erun in Nigeria, Gogwi in Liberia).

Erythrophleum-Bäume Afrikas wachsen nach WAGENFÜHR & SCHEIBER (1985: 323) in tropischen unteren Regenwäldern und tropischen halbimmergrünen Regenwäldern, tropischen Galeriewäldern und tropischen feuchten regengrünen Wäldern, Begrenzung 15° nördlicher bzw. südlicher Breite. Die Bäume erreichen eine Höhe von 25(–35)m, deutscher Name nach ENGLER (1964: 227) Gottesurteilbaum. Das rötlich-braune Kernholz (Normand 1950: 126–127; un bois de Tali rouge-cuivre) führte zu Holznamen wie „Red-water-tree" oder „Rotwasserbaum". Über Inhaltsstoffe und holztechnologische Eigenschaften informieren Harzmann (1988) und Wagenführ & Scheiber (1985).

Eine unterschiedliche Schreibweise des botanischen Namens ist in der Literatur mehrfach feststellbar, z. B. *Erythrophleum* – Normand (1950: 126–127); *Erythrophloeum* – Normand (1950, Taf. XLIV). Die ursprüngliche Schreibweise ist *Erythrophleum* Afzelius 1826; die Schreibweise *Erythrophloeum* stammt von Bentham 1864 (nach Index nominum genericorum plantarum 1979).

Literatur

Andrews, H. N. (1970): Index of Generic Names of Fossil Plants, 1820–1865. – Geological Survey Bulletin 1300, 354 S.; Washington (United States Government Printing Office).

Barefoot, A. C. & Hankins, F. W. (1982): Identification of Modern and Tertiary Woods. – 189 S., zahlr. Abb.; Oxford (Clarendon Press).

Boureau, E. (1957): Étude anatomique et dendroclimatologique d'un bois silicifié tertiaire des environs de Larcuscade (Gironde). – C.r. **82**, Congr. Soc. savantes, Sect. Sci., Sous-sect. Geol., S. 181–189, 2 Abb.; 1 Taf.; Paris.

Carlouist, S. (1988): Comparative Wood anatomy. – 436 S., 101 Abb.; Berlin, Heidelberg & New York (Springer).

Engler, A. (1964): Syllabus der Pflanzenfamilien, **2**. – 666 S., 249 Abb., 1 Florenkarte; Berlin-Nikolassee (Borntraeger).

Felix, J. (1882): Studien über fossile Hölzer. 83 S., 4 Abb.; Leipzig (von Pöschel & Trepte).

– (1883): Die fossilen Hölzer Westindiens. – Sammlung palaeontologischer Abh., Serie I (1), 28 S., 5 Taf.; Cassel (Th. Fischer).

Göppert, H. R. (1850): Monographie der fossilen Coniferen. – 286 S. + 73 S. (Fundortlisten 1821–1849), 57 Taf.; Leiden (Arnz & Comp.).

Gregory, M. (1980): Wood identification; An annotated bibliography. – IAWA Bulletin, n. s., Vol. **1** (1/2): 3–541; Leiden (Rijksherbarium).

Harzmann, L. J. (1988): Kurzer Grundriß der allgemeinen Tropenholzkunde. – 255 S., 37 Abb., 60 Tab.; Leipzig (S. Hirzel).

Kribs, D. A. (1959): Commercial Foreign Woods on the American Market. – 203 S., 477 Abb.; Michigan (Edwards Brothers).

Metcalfe, C. R. & Chalk, L. (1950): Anatomy of the Dicotyledons, Vol. **1** u. **2**. – 1500 S., 317 Abb., 6 Tab., 5 Diagramme; Oxford (Clarendon Press).

Metcalfe, C. R. & Chalk, L. (1985): Anatomy of the Dicotyledons. Wood structure and conclusion of the general introduction, **2**. 2. Aufl. – 297 S., zahlr. Abb., 11 Taf.; Oxford (Clarendon Press).

Miles, A. (1978): Photomicrographs of world woods. – IV + 233 S., zahlr. Abb.; London (Her Majesty's Stationary Office).

Müller-Stoll, W. R. & Mädel, E. (1967): Die fossilen Leguminosen-Hölzer. Eine Revision der mit Leguminosen verglichenen fossilen Hölzer und Beschreibungen älterer und neuer Arten. – Palaeontographica, B, **119**: 95–174, 13 Abb., 1 Tab., 15 Taf.; Stuttgart.

Normand, D. (1950): Atlas des bois de la Côte d'Ivoire, **1**. – 148 S., 56 Taf., 1 Annexe, 1 Kt.; Nogent-sur-Marne (Centre Technique Forestier Tropical).

Ramanujam, C. G. K. (1954): On some silicified woods from near Pondicherry, South India. – Palaeobotanist, **3**: 40–50, 12 Abb., 2 Taf.; Lucknow.

– (1960): Silicified woods from Tertiary rocks of South India. – Palaeontographica, B, **106**: 99–140, 43 Abb., 13 Taf., 1 Kt.; Stuttgart.

Stern, W. L. (1988): Index Xylariorum. Institutional wood collections of the world, **3**. – IAWA Bulletin, n. s., **9** (2): 203–252; Leiden (Rijksherbarium).

Voss, F. G. et al. (1983): International Code of Botanical Nomenclature (Sydney, August 1981). – 472 S.; Utrecht, Antwerpen (Bohn, Schelema & Holkema).

Wagenführ, R. & Scheiber, C. (1985): Holzatlas. – 720 S., 890 Abb.; Leipzig (VEB Fachbuchverlag).

WHEELER, E. A. (1986): Vessels per square millimetre or vessel groups per square millimetre? – IAWA Bulletin, n. s., 7 (1): 73–74, 3 Abb.; Leiden (Rijksherbarium).

WHEELER, E. A. & PEARSON, R. G. & LAPASHA, C. A. & ZACK, T. & HATLEY, W. (1986): Computer-Aided Wood Identification. – Bulletin 474, 160 S., zahlr. Abb.; Raleigh, USA (North Carolina State University).

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. A. Selmeier, c/o Institut für Paläontologie und historische Geologie der Universität, Richard-Wagner-Str. 10, D-8000 München 2.

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-8530 Neustadt a. d. Aisch

37
H

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:
Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 162	7 S., 2 Taf., 3 Abb.	Stuttgart, 20. 9. 1990

Casearia depressa Kolb, eine hexactinellide Kieselspongie aus dem Weißjura Schwabens

Casearia depressa Kolb, a hexactinellid silica sponge from the Upper Jurassic of Suabia

Von Walter Müller, Esslingen

Mit 2 Tafeln und 3 Abbildungen

Summary

The hexactinellid jurassic sponge *Casearia depressa* Kolb is redescribed. Its construction resembles a pile of dishes with lids. The wall is only 5–6 mm thick. The sponge grows by apposition of concentric rolls on the upper morgin.

Zusammenfassung

Der hexactinellide Jura-Schwamm *Casearia depressa* Kolb wird neu beschrieben. Er gleicht einem runden Turm aus übereinander gestapelten, flachen, mit Deckeln versehenen Schüsseln. Das Wachstum erfolgte durch Apposition von flachen Wülsten am oberen Rand.

AUG 8 1991

1. Einleitung

In der Sammlung des Staatl. Museums für Naturkunde in Stuttgart (SMNS) liegt seit längerer Zeit ein Juraschwamm, der als „Problematicum" galt und jetzt als *Casearia depressa* Kolb erkannt wurde. Durch Nachfrage bei Privatsammlern fanden sich weitere, gut erhaltene und präparierte Exemplare, so daß jetzt 8 Belege zur Untersuchung vorliegen. (An dieser Stelle möchte ich den Herren K. Ebel und G. Herold sowie Frau H. Kensy für ihre bereitwillige Hilfe herzlich danken.) Ein Exemplar konnte vertikal geschnitten werden (SMNS Inv. Nr. 62241) und zeigt jetzt bei guter Erhaltung ein überraschendes Bild des Schwammkörpers, das von der Deutung Kolbs (1910: 51, Abb. 9) so sehr abweicht, daß eine Neubeschreibung gerechtfertigt erscheint. Die von Schrammen (1937: 51) gegebene Beschreibung kommt der Wirklichkeit sehr nahe; da dieser jedoch auch nur einzelne „Schüsseln" untersuchen konnte, blieb ihm die Turmbildung verborgen.

2. Systematik

Casearia ist die einzige im süddeutschen Jura vorkommende Schwammgattung, deren Körper ähnlich wie bei Sphinctozoen in Segmente gegliedert ist. Diese Eigenschaft zusammen mit einem komplizierten Kanalsystem macht es meines Erachtens notwendig, eine eigene Familie Casearidae aufzustellen. Casearia kann nicht, wie bei Laubenfels (1955) geschehen, mit *Walcottella, Erineum, Pleurostoma* und anderen Arten zur Familie Pleurostomatidae vereinigt werden, weil deren Kanalsystem ein ganz anderes Konzept zugrunde liegt.

Casearia depressa Kolb

*v 1910 *Casearia depressa* – R. Kolb, S. 188; Taf. 20, Fig. 2.
v 1937 *Casearia depressa* Kolb – A. Schrammen, S. 51.

Lectotypus: Kolb (1910: 188) stützte sich auf zwei fragmentarisch erhaltene Exemplare, von denen er das eine abbildete (Kolb, Taf. 20, Fig. 2). Dieses Stück wird heute noch unter der Inv.-Nr. 60189 im SMNS aufbewahrt. Es wird hier zum Lectotypus erklärt.

Locus typicus: Hossingen, Lesestein vom Lerchenbühl.

Stratum typicum: Weißjura Delta (Kimeridgium).

Vorkommen: Die untersuchten Exemplare (8) stammen von den Fundorten Hossingen, Tieringen, Bäratal und Plettenberg, also aus dem geographisch eng umgrenzten Raum des Großen Heubergs. Nach den Angaben der Sammler wurden sie in Weißjura Beta bis Delta gefunden.

Diagnose. – Die durch eine dünne Wand ausgezeichnete Art stellt im adulten Zustand einen runden Turm dar, der in regelmäßigen Abständen zu einer flachen, mit Deckel versehenen Schüssel anschwillt, so daß der Eindruck eines unordentlichen Geschirrstapels entsteht.

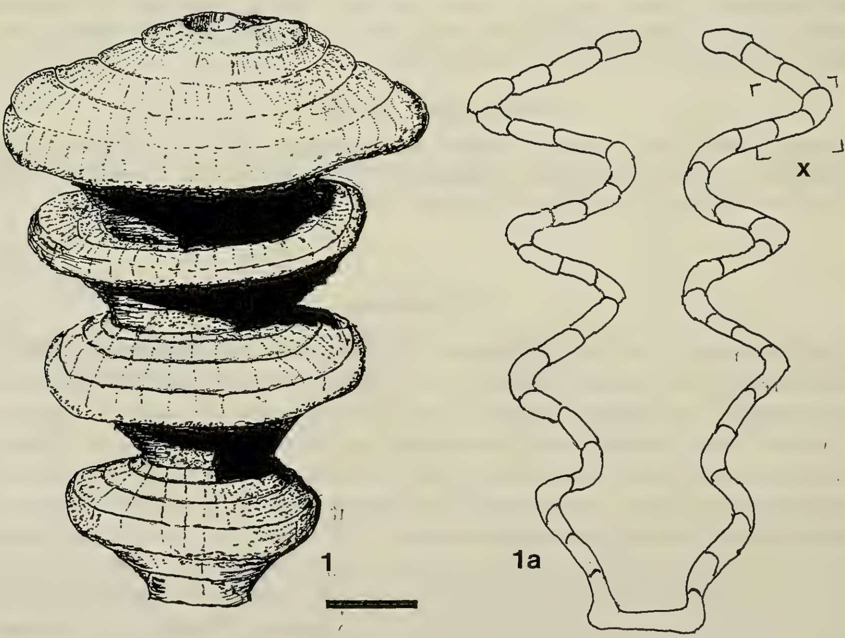


Abb. 1. *Casearia depressa* in Ansicht und Vertikalschnitt (1 a), vereinfacht gezeichnet. Ausschnitt x siehe Abbildung 3. Maßstab = 3 cm.

Casearia depressa ist von den beiden anderen Arten leicht zu unterscheiden. *Casearia articulata* bildet 3–4 cm dicke und 12 cm hohe Säulen mit engem, röhrigem Paragaster; *Casearia eurygaster* weitet sich oben trichterförmig aus.

Beschreibung

Habitus. — Der Schwamm war mit breiter Basis am Untergrund festgeheftet (basiemphyt) und wuchs zunächst flachtrichterförmig bis zu einem Durchmesser von 60 m. Dann, einen Deckel bildend, verengte er sich wieder bis zur Osculum-Weite, um anschließend eine neue „Schüssel“ zu beginnen. Dies konnte sich 4- bis 5mal wiederholen. Das stattlichste vorliegende Exemplar besitzt 6 solcher Etagen bei einer Gesamthöhe von 200 mm. Der Durchmesser der „Schüsseln“ nimmt nach oben hin zu und erreicht 100 mm.

Die Wandung des Schwamms ist überall nur 5–6 mm dick.

Sie besteht wie bei *Casearia articulata* aus konzentrischen, aufeinander folgenden und voneinander durch eine Hexactinenschicht getrennten Gliedern. Diese Trennung wird außen durch eine feine Linie, nicht wie bei *Casearia articulata* durch eine kräftige Einschnürung markiert. Die einzelnen Abschnitte sind oben gerundet, was bei fragmentarischer Erhaltung einen Hinweis auf „oben“ oder „unten“ geben kann.

Skelett. — Es besteht aus Hexactinen, die etwas kleiner sind als die bei *Casearia articulata* und außen bzw. innen eine sehr regelmäßige, an Tüll-Gewebe erinnernde Deckschicht bilden. Das Parenchymskelett mit den Kanälen ist bedauerlicherweise nicht erhalten.

Kanalsystem. — Bisher konnte nur ein Exemplar geschnitten werden. Es brachte jedoch wegen ungenügender Erhaltung keinen Hinweis auf das Kanal-

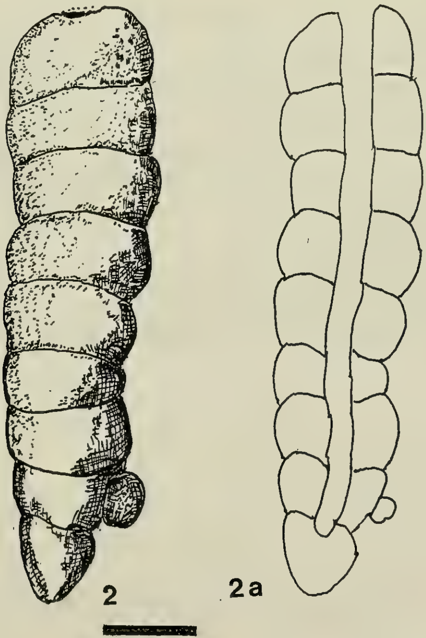


Abb. 2. *Casearia articulata* zum Vergleich in Ansicht und Vertikalschnitt (2 a). Maßstab = 3 cm.

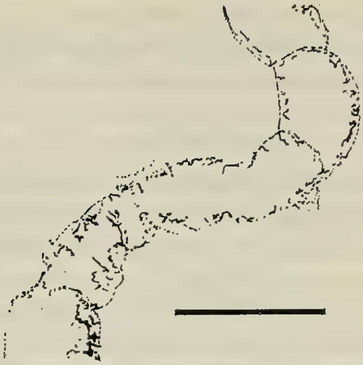


Abb. 3. *Casearia depressa,* Ausschnitt x aus Abbildung 1, die starre Verbindung des Skeletts an den Ecken zeigend. Nach Folienabzug vereinfacht gezeichnet. Schwarz = in Calcit erhaltenes Skelett. Maßstab = 5 cm.

system. Wenn es dem von *Casearia articulata* entsprach, so war es weit weniger wirksam, weil die feinere Deckschicht weniger Wasser durchließ und für die Filterung nur eine Wanddicke von 5–6 mm zur Verfügung stand.

Der Paragaster nimmt den ganzen zwischen den Wandungen gelegenen Raum ein und endet oben im Scheitel mit einem Osculum von etwa 25 mm Weite. Sein Volumen ist also um ein Vielfaches größer als bei *Casearia articulata,* d. h., daß die Fließgeschwindigkeit am Osculum ebenfalls größer sein mußte.

Ökologie

Der seltsame Wuchs von *Casearia depressa* ist nur schwer zu deuten.

In der Industrie werden ähnliche Gebilde verwendet (Compensatoren), und zwar dort, wo beim Rohrleitungsbau infolge von Temperaturschwankungen mit Längenänderungen zu rechnen ist. Das dazu verwendete Material muß jedoch eine hohe Elastizität aufweisen, die das starre Skelett des Kieselschwamms nicht bieten kann.

Anzeichen, daß bei *Casearia* ein Wettlauf zwischen Wachstum und Sedimentation stattfand, konnten nicht erkannt werden.

Denkbar wäre jedoch, daß der Organismus gezwungen war, seine Oberfläche zu vergrößern, weil durch die Verkleinerung der Maschen des Deckgewebes und durch die Reduzierung des Filterapparats in der dünneren Wand sich ein Mangel an Nährstoffen ergab.

Literatur

KOLB, R. (1910): Die Kieselspongien des schwäbischen Weißen Jura. – Palaeontographica, **57**: 141–256, Taf. 11–22, 27 Abb.; Stuttgart.

LAUBENFELS, M. W DE (1955): Porifera. – *In*: R. C. MOORE (Hrsg.): Treatise on Invertebrate Paleontology. Part E: E21–E112, Abb. 14–89; Lawrence/Kansas.

MÜLLER, W. (1974): Beobachungen an der hexactinelliden Juraspongie *Casearia* articulata (SCHMIDEL). – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **12**: 1–11. 4 Taf., 6 Abb.; Stuttgart.

– (1978): Beobachtungen zur Ökologie von Kieselspongien aus dem Weißen Jura der Schwäbischen Alb. – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **37**; 1–10, 5 Taf., 6 Abb.; Stuttgart.

SCHMIDT, M. (1928): Die Lebewelt unserer Trias. 1–461, 1220 Abb.; Öhringen (Rau).

SCHRAMMEN, A. (1937): Die Kieselspongien des oberen Jura von Süddeutschland. – Palaeontographica, **84**: 149–194, Taf. 14–23, und **85**, 1–114, Taf. 1–17; Stuttgart.

Anschrift des Verfassers:

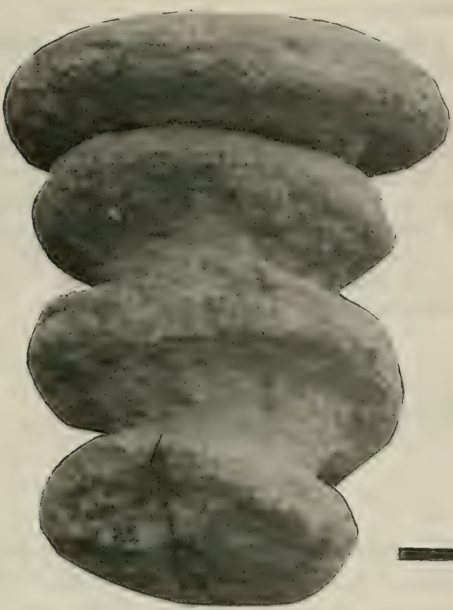
Walter Müller, Waldackerweg 68, Liebersbronn, D-7300 Esslingen.

Erläuterung zur Tafel S. 6:

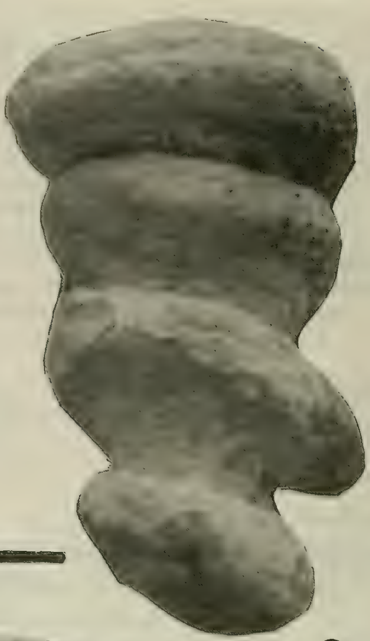
Tafel 1

Fig. 1. *Casearia depressa* KOLB, Weißjura Delta, Hossingen. Neuabbildung des Lectotypus, Oberseite. SMNS Inv.-Nr. 60189. Maßstab 1 cm.

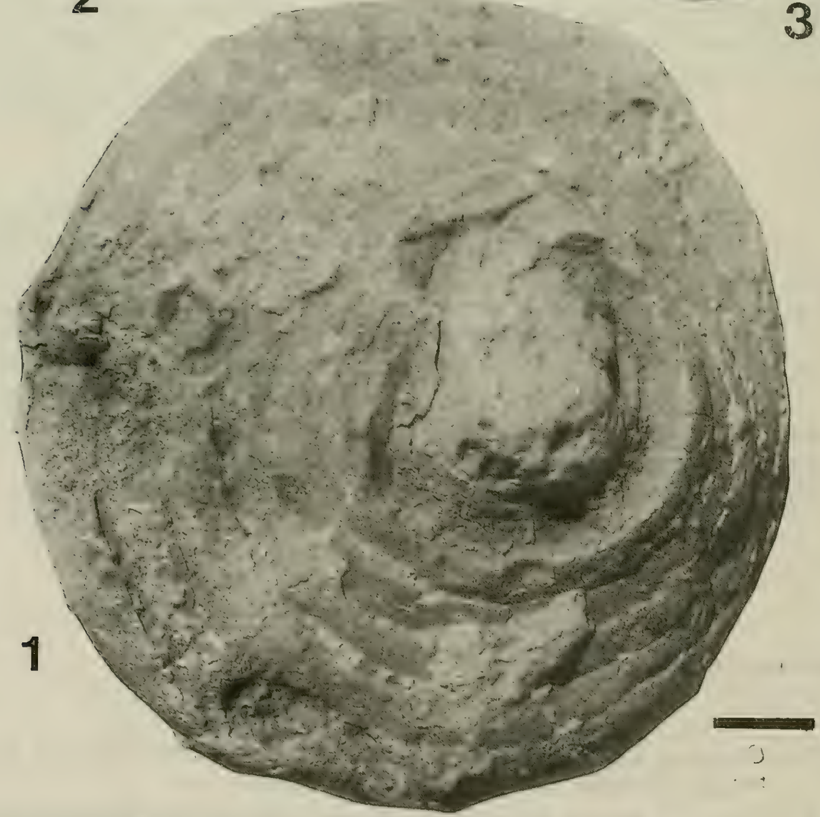
Fig. 2, 3. *Casearia depressa* KOLB, ausgewachsenes, vollständiges Exemplar, Ansicht von zwei Seiten. Weißjura Gamma, Hossingen. Coll. HEROLD. Maßstab = 5 cm.



2

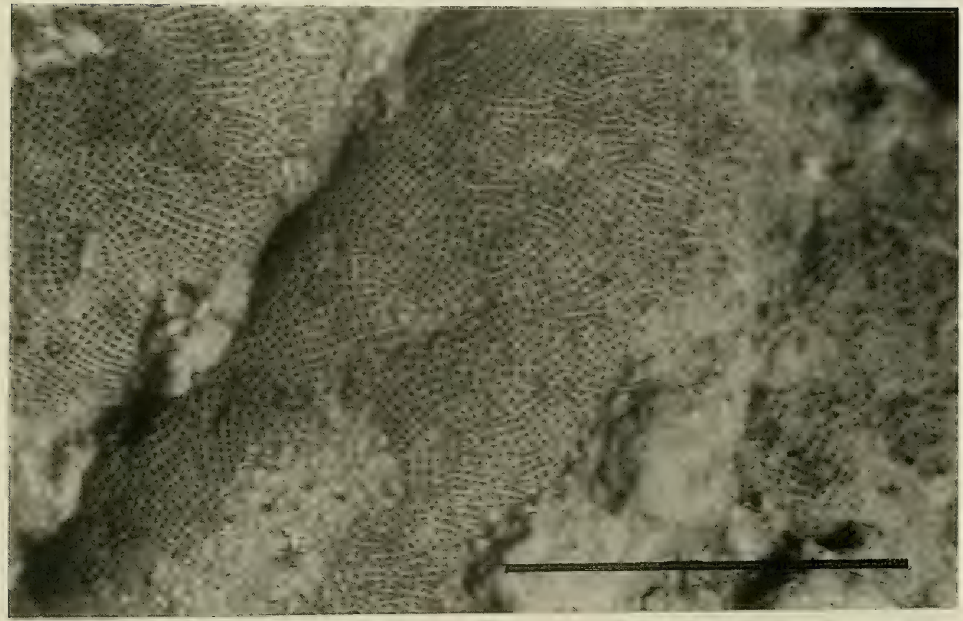


3

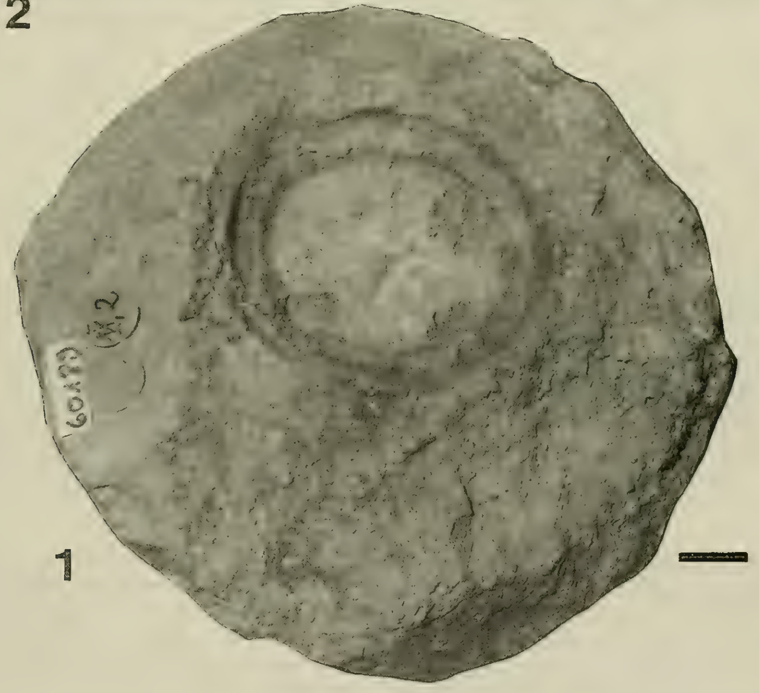


1

Taf. 1. Erläuterung siehe S. 5.



2



1

Tafel 2

Fig. 1. Neuabbildung des Lectotypus, Unterseite. Oberseite s. Taf. 1, Fig. 1. Maßstab = 1 cm.

Fig. 2. *Casearia depressa* Kolb, Weißjura Beta, Bäratal. Äußere Deckschicht. SMNS Inv.-Nr. 62241. Maßstab = 1 cm.

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-8530 Neustadt a. d. Aisch

937
NH

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:
Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 163	12 S., 7 Abb.	Stuttgart, 28. 10. 1990

Ein neues Bernsteinvorkommen aus dem Untermiozän der Dominikanischen Republik (Hispaniola, Große Antillen)

A new occurrence of amber in the Early Miocene of the Dominican Republic (Hispaniola, Greater Antilles)

Un indicio nuevo de ámbar del Mioceno Inferior de la República Dominicana (Hispaniola, Antillas Mayores)

Von Franz-Jürgen Harms, Hannover

Mit 7 Abbildungen

AUG 8 1991
LIBRARIES

Summary

A new amber-bearing locality from the southwestern Dominican Republic is described. In contrast to all known amber deposits of the country this occurrence is located in the south of the main mountain range of the island, the Cordillera Central. Close to Sabaneta (San Juan Province) some isolated pebbles of amber appear in turbiditic sandstones of the middle Early Miocene. They were deposited under fully marine conditions in an bathyal to sublittoral environment. The possibility to find amber deposits of economical interest in the south of the Cordillera Central seems to be insignificant.

Resumen

En el Suroeste de la República Dominicana se describen nuevos indicios de ámbar. Al contrario de todos los depósitos conocidos de ámbar del país, estos indicios se encuentran al Sur de la sierra principal de la isla, la Cordillera Central. Cerca de Sabaneta (Provincia de San Juan) aparecen gravas aisladas de ámbar en areniscas turbiditicas del Mioceno Inferior medio. Estas fueron depositadas en un ambiente completamente marino del batial hasta sublitoral. La posibilidad de encontrar un depósito del ámbar economicamente interesante en el Sur de la Cordillera Central es poco probable.

Zusammenfassung

Aus dem Südwesten der Dominikanischen Republik wird ein neues Bernsteinvorkommen beschrieben. Im Gegensatz zu allen Bernsteinlagerstätten des Landes liegt es südlich des Hauptgebirgskammes der Insel, der Cordillera Central. Hier treten bei Sabaneta (Provinz San

Juan) in turbiditischen Sandsteinen des mittleren Untermiozän einzelne Bernsteingerölle auf, die in einem vollmarinen, bathyalen bis sublitoralen Sedimentationsraum abgelagert wurden. Die Möglichkeit von wirtschaftlich interessanten Bernsteinanreicherungen im Süden der Cordillera Central wird gering bewertet.

1. Einführung

Die Existenz von Bernstein auf der Karibikinsel Hispaniola ist schon seit Kolumbus bekannt (Hale 1891 nach Sanderson & Farr 1960; Condit & Ross in Vaughan et al. 1922: 271). Eine intensive wirtschaftliche Nutzung findet erst – mit sehr unterschiedlicher Intensität – seit wenigen Jahrzehnten statt (Enciclopedia Dominicana 1976). Der eigentliche Aufschwung begann in den 70er Jahren, als die Wertschätzung der im Bernstein eingeschlossenen Fossilien für steigende Nachfrage sorgte und damit eine beständige Bernsteinförderung in der Größenordnung von einigen Tonnen jährlich ermöglichte. Seither wurden die neuen Erkenntnisse über den Dominikanischen Bernstein und seinen Inklusen (verschiedenste Tier- und Pflanzengruppen) in zahlreichen Publikationen bekannt gemacht (Sanderson & Fahr 1960; Schlee & Glöckner 1978; Baroni Urbani & Saunders 1980; Schlee 1980, 1984, 1986, 1990 sowie zahlreiche Einzeluntersuchungen in den „Stuttgarter Beiträgen zur Naturkunde, Serie B").

Die bislang bekannten Vorkommen bzw. Lagerstätten liegen alle nördlich der Cordillera Central, des Hauptgebirgskammes der Insel. Sie verteilen sich über die Cordillera Septentrional und Cordillera Oriental (Abb. 1). Einige Bemerkungen zur regionalen Geologie und den bernsteinführenden Schichten finden sich bei Red-

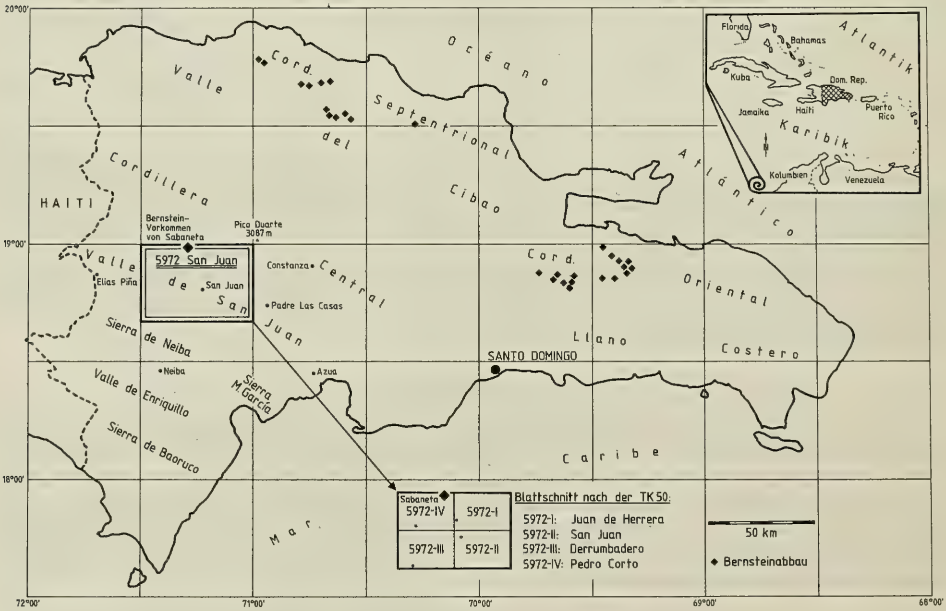

20°00'
19°00'
18°00'
72°00'
71°00'
70°00'
69°00'
68°00'
Océano
Atlántico
Cord. Septentrional
Valle del Cibao
Cordillera Central
HAITI
Bernstein-Vorkommen von Sabaneta
Pico Duarte 3087 m
5972 San Juan
Valle de San Juan
Elias Piña
San Juan
Constanza
Padre Las Casas
Sierra de Neiba
Neiba
Valle de Enriquillo
Sierra de Baoruco
Sierra M. García
Azua
Mar Caribe
SANTO DOMINGO
Llano Costero
Cord. Oriental
Florida
Bahamas
Atlantik
Kuba
Dom. Rep.
Jamaika
Haiti
Puerto Rico
Karibik
Kolumbien
Venezuela
Sabaneta
5972-IV
5972-I
5972-III
5972-II
Blattschnitt nach der TK 50:
5972-I: Juan de Herrera
5972-II: San Juan
5972-III: Derrumbadero
5972-IV: Pedro Corto
50 km
◆ Bernsteinabbau

Abb. 1. Geographische Gliederung der Dominikanischen Republik und Lage der Bernsteinabbaue in der Cordillera Septentrional bzw. Oriental. Das neue Bernsteinvorkommen von Sabaneta liegt am Südrand der Cordillera Central, auf Blatt 5972 San Juan der Geologischen Karte 1 : 100 000 der Dominikanischen Republik.

Mond (1980) und Brouwer & Brouwer (1980). Sechs Proben aus dem unmittelbar Liegenden oder Hangenden einiger bernsteinführender Lagen aus der Cordillerea Septentrional wurden von Dr. P. Čepek (Bundesanstalt für Geowissenschaften und Rohstoffe, Hannover) biostratigraphisch eingestuft. Nach der vorläufigen Bearbeitung des kalkigen Nannoplanktons erscheint für diese Lagerstätten teils oligozänes, teils miozänes Alter wahrscheinlich. Viele Proben führen aufgearbeitete Coccolithen aus älteren Schichten (Eozän), so daß die genaue altersmäßige Einstufung der Einzelproben schwierig und z. T. unsicher ist[1].

Bei der Kartierung des Blattes 5972 San Juan der Geologischen Karte 1:100 000 der Dominikanischen Republik (DIGEMIN 1988) konnte 1986 südlich der Cordillera Central im Valle de San Juan Bernstein nachgewiesen werden. Aus einer Wechselfolge von Mergel und turbiditischen Sandstein- bzw. Kalksandsteinlagen wurde eine geringe Menge von Bernsteingeröllen geborgen. Bislang gab es nur einen

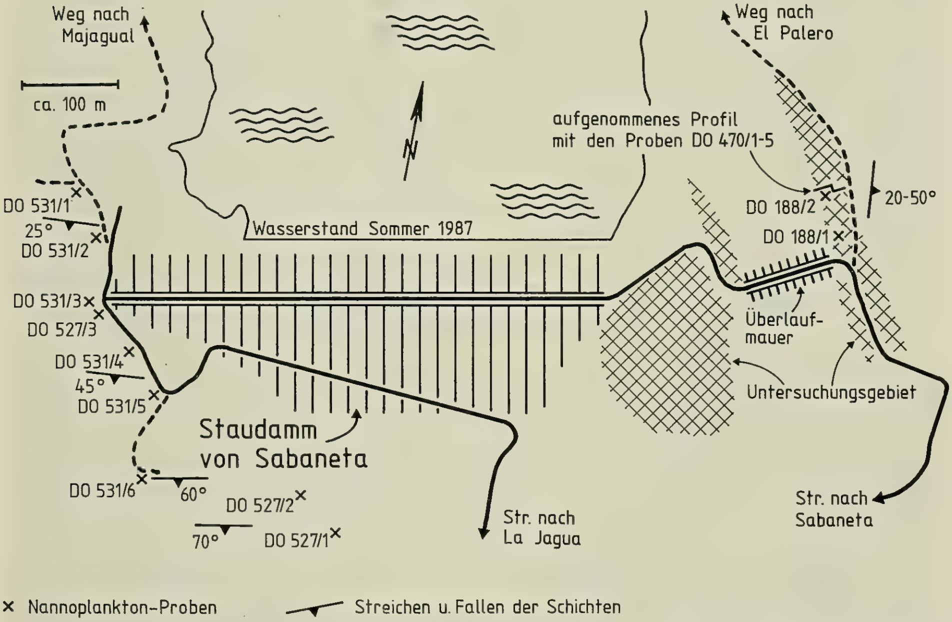

Weg nach Majagual
ca. 100 m
N
Weg nach El Palero
aufgenommenes Profil mit den Proben DO 470/1-5
DO 531/1
25°
DO 531/2
Wasserstand Sommer 1987
DO 188/2
20-50°
DO 188/1
DO 531/3
DO 527/3
Überlauf-mauer
DO 531/4
45°
DO 531/5
Untersuchungsgebiet
Staudamm von Sabaneta
DO 531/6
60°
DO 527/2
70°
DO 527/1
Str. nach La Jagua
Str. nach Sabaneta
× Nannoplankton-Proben
Streichen u. Fallen der Schichten

Abb. 2. Lage des Untersuchungsbereichs am Staudamm von Sabaneta. Der Bernstein tritt hauptsächlich in dem schraffierten Bereich nordöstlich der Überlaufmauer, westlich des Weges nach El Palero auf (vgl. Abb. 3).

---

[1] Das Alter von Proben bernsteinführender Schichten der Cordillera Septentrional (vorläufige Ergebnisse; Bearbeiter: Dr. P. Čepek, Hannover):

Lokalität:	Alter:
Palo Alto	oberes Mittel- bis Oberoligozän
La Bucara	Untermiozän?, mit aufgearbeiteten Coccolithen aus älteren Schichten
La Toca	Mitteleozän bis Unteroligozän?, möglicherweise bis unteres Mittelmiozän
Rio Las Navas	Oberoligozän
Juan de Nina	Obereozän, kontaminiert mit Miozän oder Miozän mit vielen aufgearbeiteten Coccolithen des Obereozän?
Rio Grande bei Hervidor	Mittel- bis unteres Oberoligozän

Über die endgültige Einstufung dieser und zahlreicher weiterer Nannoplankton-Proben aus der Dominikanischen Republik ist ein Bericht in Vorbereitung.

vagen Hinweis auf Bernstein südlich des Gebirges: nach LEMOINE (in SANDERSON & FARR 1960) soll 1959 auf haitianischem Staatsgebiet in einer Bohrung bei Maissade (Plateau Central, westliche Verlängerung des Valle de San Juan) Bernstein durch chemische Analysen nachgewiesen worden sein.

Dank

Für Anregungen und Hinweise ist Herrn Dr. P. ČEPEK von der Bundesanstalt für Geowissenschaften und Rohstoffe, Hannover, und Herrn Dr. D. SCHLEE, Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart, ganz herzlich zu danken.

2. Geographische Lage

Das neue Vorkommen befindet sich etwa 20 km nordnordwestlich der Provinzhauptstadt San Juan de la Maguana. Es liegt an der Ostseite des Stausees von Sabaneta im Bereich einer kleinen Überlaufmauer, unmittelbar östlich des Staudammes von Sabaneta (Abb. 2 u. 3). Der Mittelpunkt des Untersuchungsbereichs liegt etwa bei E: 2.59.350, N: 21.00.500 (UTM-Gitter) am Nordrand des Blattes 5972-IV Pedro Corto der Topographischen Karte 1 : 50 000 der Dominikanischen Republik. Der Damm von Sabaneta staut das Wasser des Rio San Juan auf, der an dieser Stelle den Südrand der Cordillera Central erreicht und seinen Weg in Südost-Richtung durch das breite Valle de San Juan fortsetzt.

3. Tektonische Position

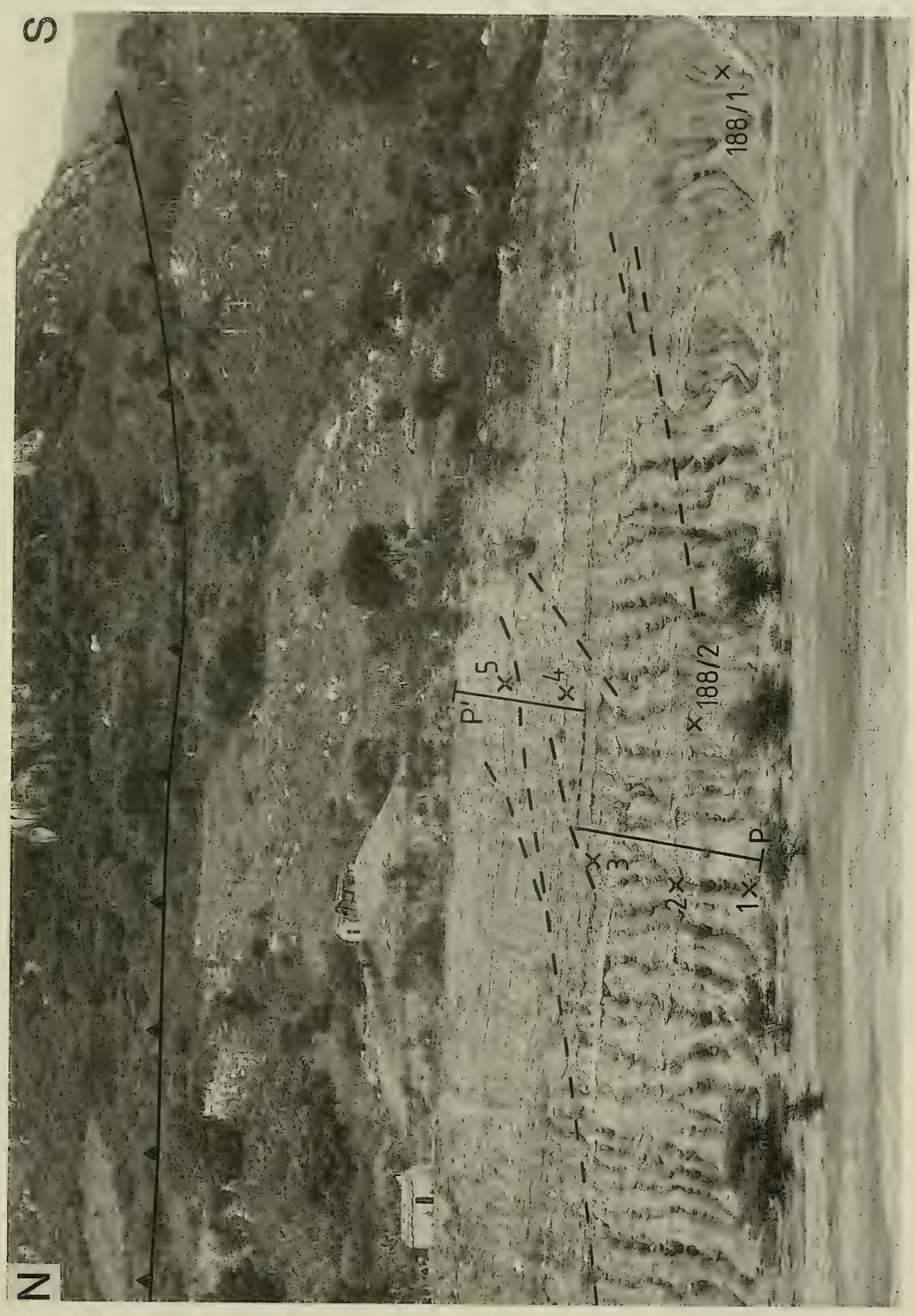
Der Fundort liegt innerhalb der Überschiebungszone der Cordillera Central auf die Ablagerungen des Valle de San Juan. Im Zentrum des Valle de San Juan, das von einer mehrere km mächtigen tertiärzeitlichen Sedimentgesteinsfolge aufgebaut wird, liegen die Schichten annähernd horizontal und sind nur wenig gestört. Die Gesteine der Cordillera Central, die kreide- und alttertiärzeitliches Alter besitzen, sind mehrphasig gefaltet und wahrscheinlich erst gegen Ende des Pliozäns und/oder im Quartär nach Südwesten auf das Valle de San Juan überschoben worden.

Zwischen dem Valle de San Juan und der Cordillera Central hat sich durch diese Bewegungsvorgänge eine durchschnittlich 1–2 km breite Zone aus größeren Gesteinsschollen beider geologisch-tektonischen Einheiten gebildet. Teilweise wurden die verschiedenen Gesteine so kräftig und engräumig miteinander durchmischt, daß sie auf Blatt 5972 San Juan ungegliedert als „tektonische Melange“ dargestellt wurden.

Eine weitere überregional Störung verläuft in Südsüdost-Nordnordwest-Richtung etwa 200 m westlich des Untersuchungsbereichs. Sie wird durch den Verlauf des Rio

Abb. 3. Blick auf den Osthang des Stausees von Sabaneta, unmittelbar nordöstlich der Überlaufmauer (vgl. Abb. 2). – P-P': Verlauf des untersuchten Profiles (Abb. 5) in den Sabaneta-Schichten der Formation Sombrerito (mittleres Untermiozän, Nannoplankton-Zonen NN 2–3) mit Entnahmepunkten der Nannoplankton-Proben DO 470/1–5 bzw. DO 188/1–2. – Gestrichelte Linien: Störungen – Durchgezogene Linie in der oberen Bildhälfte: vermuteter Verlauf der Überschiebung von paläozänem Kalkstein auf die miozäne Schichtenfolge.

San Juan nachgezeichnet und quert den Bereich des Staudammes von Sabaneta. Sie kommt auch in den unterschiedlichen Streichrichtungen der Schichten westlich und östlich des Stausees zum Ausdruck (Abb. 2).



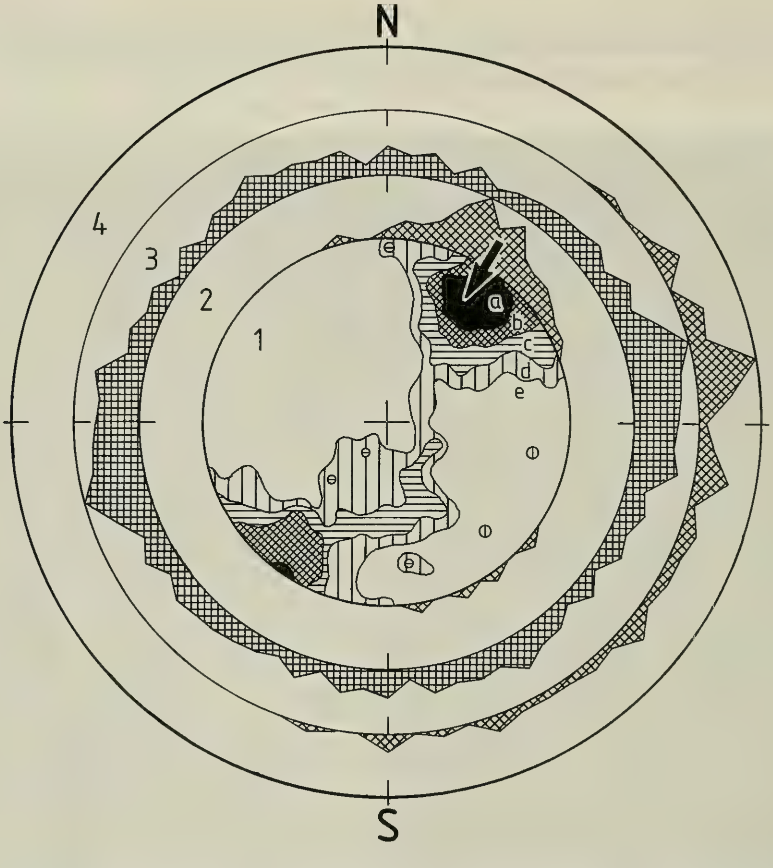


Abb. 4. Tektonische Messungen im Untersuchungsbereich (Abb. 2) östlich des Staudammes von Sabaneta (1035 Meßwerte). Der Pfeil zeigt die Richtung der Überschiebung der Cordillera Central auf die Gesteine im Valle de San Juan an. 1) Einfallsrichtung und -winkel von Harnisch-Striemungen (397 Werte), Projektion in die untere Lagenkugel: a umfaßt 24% aller Meßwerte, b 25%, c 21%, d 13% und e 17%. 2) Einfallsrichtung von Faltenachsenebenen. Die Einfallswinkel der 53 gemessenen Achsenebenen betragen 30–90° (Mittelwert: 59°) nach Nordosten. 3) Streichrichtungen von Gesteinsklüften (Kluftrose, 516 Meßwerte). 4) Einfallsrichtung von Schichtflächen. Die Einfallswinkel der 69 gemessenen Flächen betragen 12–80° (Mittelwert: 38°). Die nach Südosten und Süden geneigten Flächen treten hauptsächlich im südwestlichen Meßgebiet auf.

Diese intensive tektonische Beanspruchung zeigt sich im Untersuchungsgebiet durch zahlreiche Störungen, die das bernsteinführende Gestein oft im cm- bis dm-Bereich durchziehen. Sehr häufig sind sie durch helle, oft einige mm dicke Calcitbeläge auffällig hervorgehoben und zeigen zahlreiche Harnisch-Striemungen. Ferner sind die Schichten an einigen Stellen in Falten gelegt (Abb. 3). Messungen an den Harnischen und Faltenachsen deuten auf eine flache, von Nordost bis Nordnordost nach Südwest bis Südsüdwest gerichtete Überschiebung hin, die die überwiegend nach Osten einfallende Schichtenfolge überprägt haben (Abb. 4).

4. Schichtenbeschreibung

Die am Staudamm von Sabaneta zu Tage tretenden Gesteine sind Teile der Sabaneta-Schichten der Formation Sombrerito. Ihre Verbreitung und petrographische Zusammensetzung wurde zuletzt von Harms (1989b: 30–34) näher beschrieben. Der bernsteinhaltige Bereich ist durch eine Wechselfolge von Mergeln und dünnen Sandsteinlagen gekennzeichnet, in die einige, z. T. mehrere dm mächtige, Kalksandsteinbänke eingeschaltet sind (Abb. 5).

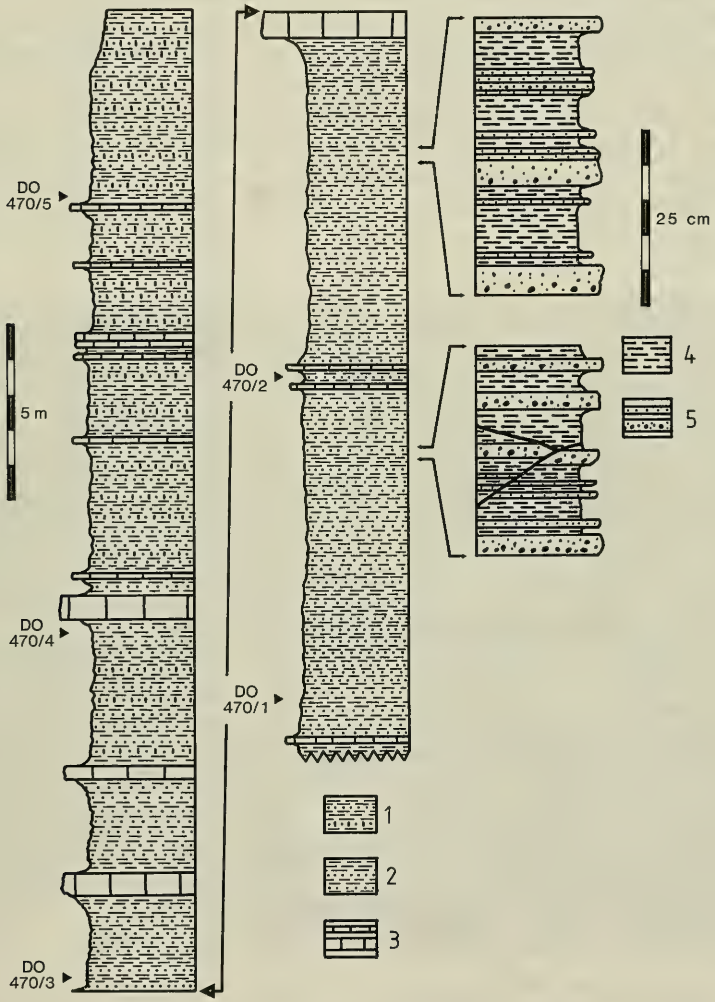


Abb. 5. Wechselfolge der Sabaneta-Schichten (Formation Sombrerito) aus Mergellagen und turbiditischen Kalksandstein- bzw. Sandsteinbänken (mittleres Untermiozän, Nannoplankton-Zonen NN 2–3). 1) Wechselfolge aus Mergel und dünnen Kalksandstein- und Sandsteinlagen. 2) Wechselfolge aus Mergel und dünnen Sandsteinlagen, z. T. mit einzelnen Bernsteingeröllen (vgl. Abb. 6 u. 7). 3) Mächtigere Kalksandsteinbänke. 4) Mergel. 5) Gradierte Sandsteinbänke – Ostböschung des Stausees von Sabaneta südlich von Los Pozos, ca. 150 m nördlich der Überlaufmauer („Vertedero") aufgenommen (vgl. Abb. 3).

Die Mergel weisen in Oberflächennähe eine olivgraue bis gelblichgraue Verwitterungsfarbe auf (etwa 5 Y 6–7/2–3 nach dem MUNSELL-Farbsystem). In tieferen, weniger verwitterten Bereichen herrschen graue bis grünlichgraue Farbtöne vor (etwa 5 Y–GY 5–6/1). Neun Proben²) dieser mikrofossilreichen Mergel zeigen einen Gehalt von 34–54% (durchschnittlich 49%) SiO_2, 7–14 (13)% Al_2O_3, 6–27 (11)% CaO, 3–7 (6)% Fe_2O_3 und 1–4 (3)% MgO. Nach röntgendiffraktometrischer Bestimmung sind Quarz und Calcit die wichtigsten mineralogischen Hauptbestandteile. Als Nebenbestandteile treten außerdem noch teilweie Feldspat und Chlorit bzw. in Spuren z. T. Muskovit-Illit, Chlorit und Smectit auf.

Die Bänke aus turbiditischem Sandstein sind kalkig gebunden und bilden im Wechsel mit Mergellagen Horizonte von wenigen cm Mächtigkeit (Abb. 6). Der Sandstein ist von grauer bis olivgrauer Farbe (etwa 5 Y–GY 5/1–2). Die Sandsteinbänke sind gradiert und zeigen Strömungsmarken an ihren Unterseiten. Kohlige Pflanzenreste (Häcksel) besonders auf den Bankoberflächen sind nicht selten. Fünf Gesteinsanalysen ergaben 44–50% (durchschnittlich 47%) SiO_2, 13–20 (17)% CaO und 9–11 (10)% Al_2O_3. Als Hauptkomponenten ließen sich röntgendiffraktome-

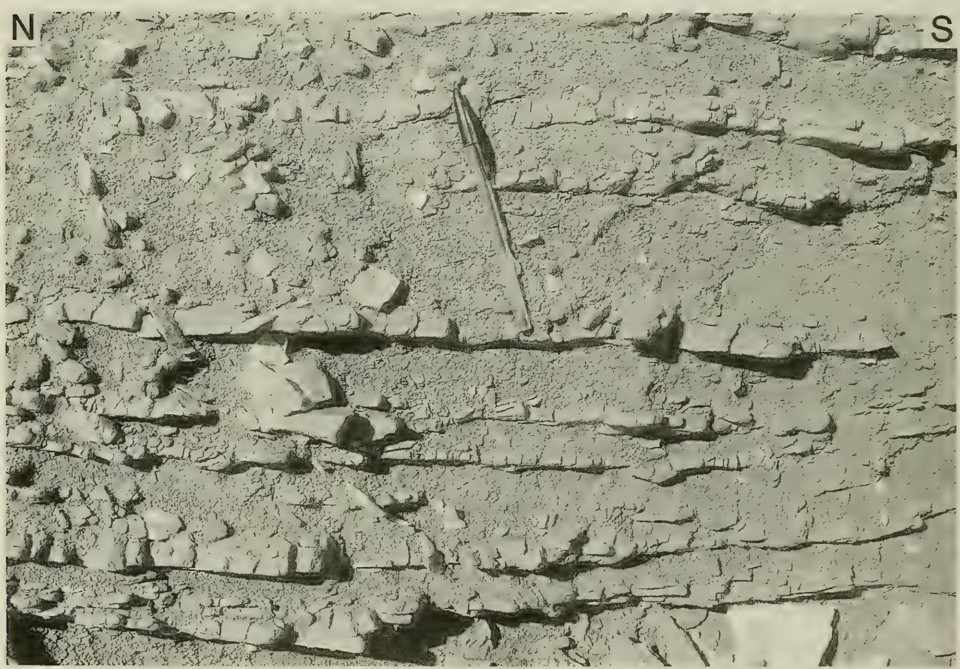


Abb. 6. Wechselfolge aus Mergellagen und kalkig gebundenen, turbiditischen Sandsteinbänken der Sabaneta-Schichten (mittleres Untermiozän, Nannoplankton-Zonen NN 2–3); Ostböschung des Stausees von Sabaneta südlich von Los Pozos.

---

²) Die Proben von Mergel und Kalksandstein der Formation Sombrerito stammen überwiegend aus dem Verbreitungsgebiet dieser Schichten in der Sierra de Neiba. Sie sind z. T. stratigraphisch etwas jünger (höheres Untermiozän bis tieferes Mittelmiozän) als die am Staudamm von Sabaneta aufgeschlossene Schichtenfolge. Die genauen Probennahmepunkte und Analysenergebnisse sind bei HARMS (1989a: Tab. 1) dokumentiert.

trisch Calcit, Quarz sowie in einer Probe Feldspat nachweisen. Als Nebenbestandteile und in Spuren traten Feldspat, Chlorit, Muskovit-Illit, z. T. Pyrit auf.

Fünf Dünnschliffe zeigen einen gesteinsfragmentführenden Sandstein. Die Sandkörner bestehen aus Calcit, Quarz oder – deutlich seltener – Feldspat. Als Gesteinsfragmente finden sich überwiegend mikro- bis kryptokristalline Vulkanite, Chalcedon-Aggregate, Hornstein und Quarzit. Bioklasten sind selten. Das Bindemittel ist mikritisch, z. T. etwas tonig.

In ungleichmäßign Abständen wird diese Abfolge von Bänken aus turbiditischem Kalksandstein durchsetzt. Ihre Mächtigkeit geht über wenige dm nicht hinaus. Die Bänke nehmen eine charakteristische gelblichbraune bis gelblichorange Verwitterungsfarbe an (etwa 10 YR 7/4–6). Sieben Gesteinsanalysen³) ergaben folgende Gehalte: 39–55% (durchschnittlich 50%) CaO, 1–19 (6)% SiO_2 und ‹1–4 (1)% Al_2O_3. Nach röntgendiffraktometrischer Bestimmung ist Calcit die einzige Hauptkomponente. Als Nebenbestandteile bzw. in Spuren treten noch Quarz, Feldspat, Chlorit und wahrscheinlich auch etwas Muskovit-Illit auf.

Fünf Dünnschliffe zeigen einen grob- bis feinkörnigen Bioklasten-Gesteinsfragment-Kalksandstein. Die Bioklasten bestehen aus Großforaminiferen und Kalkalgenbruchstücken. Die Gesteinsfragmente setzen sich fast ausschließlich aus mikritischem Kalkstein zusammen. Ganz selten finden sich Fragmente von feinkörnigen Vulkaniten und Hornstein. Ferner können einzelne Quarz- und Feldspatkörner auftreten.

Die meisten Kalksandsteinbänke sind deutlich gradiert. Bei den gröberen Bestandteilen, die eine Größe von Grobsand- bis Feinkies annehmen können, läßt sich manchmal Bruchschill von Molluskenschalen, Korallenresten, Seeigelstacheln und anderen Fossilresten ausmachen. Häufig treten auch Intraklasten auf. Viele Bankunterseiten zeigen Strömungsmarken in Form von Strömungswülsten und Schleifmarken.

Ferner treten in den Kalksandsteinbänken und – seltener auch – in den Sandsteinbänken Ichnofossilien auf. Besonders auffällig sind im Untersuchungsgebiet einige sehr große *Rhizocorallium*-Bauten auf Bankunterseiten.

5. Der Bernstein

Etwa ½ Pfund Bernsteingerölle von einigen mm bis wenigen cm Größe wurde im Untersuchungsgebiet aufgesammelt, wobei die meisten Stücke nordöstlich der Überlaufmauer (westlich des Weges nach El Palero) gefunden wurden (Abb. 2). Bei der Mehrzahl der Stücke handelt es sich um Lesesteine, die schon so weit aus dem Gesteinsverband herausgewittert waren, daß die genauen Fundhorizonte nicht sicher ermittelt werden konnten. Nur fünf Bernsteingerölle konnten in situ geborgen werden. Vier waren als isolierte Einzelgerölle in verschiedenen Sandsteinbänkchen eingeschlossen (Abb. 7). Ein Bernsteingeröll war entlang einer mit weißem, mehrere mm dickem Calcitbelag ausgeheilten Störungsfläche (s. Kap. 3) in viele Einzelteile zerbrochen und in den Calcitbelag „eingewachsen".

Viele Stücke zeigen deutliche Abrollerscheinungen: ursprünglich glatte Bruchflächen sind beim Transport der Gerölle vor ihrer Einbettung in dem sandigen Sediment, das meistens auch den Lesesteinen noch anhaftet, abgerundet worden.

---

³) vgl. Fußnote 2.

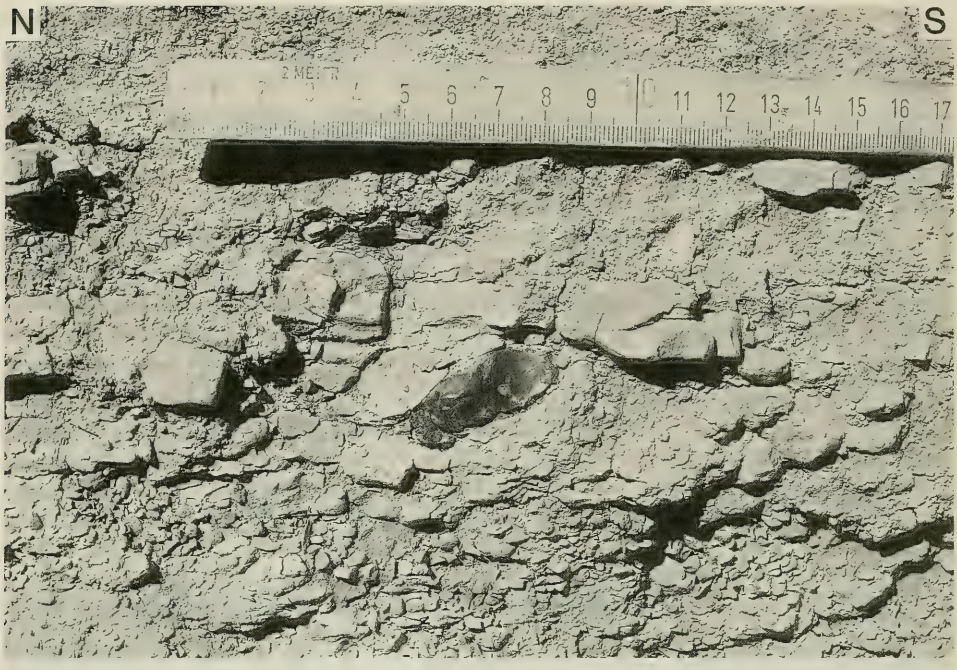


Abb. 7. In einer Sandsteinbank der Sabaneta-Schichten, Formation Sombrerito, eingeschlossenes Bernstein-Geröll (mittleres Untermiozän, Nannoplankton-Zonen NN 2–3); Ostböschung des Stausees von Sabaneta südlich von Los Pozos.

Belegstücke befinden sich in der Bernsteinsammlung des Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart (Sammlungsnummer Do-5331-X) und in der Sammlung der Dirección General de Mineria in Santo Domingo.

6. Alter der Schichten

Die biostratigraphische Bearbeitung der am Staudamm von Sabaneta genommenen Proben (Abb. 2) wurde von Dr. P. Čepek (Bundesanstalt für Geowissenschaften und Rohstoffe, Hannover) durchgeführt. Die bernsteinhaltigen Schichten auf der Ostseite des Dammes lassen sich auf die Nannoplankton-Zonen NN 2–3 (mittleres Untermiozän) einengen. Das Gesamtalter der mindestens 1500 m mächtigen Sabaneta-Schichten umfaßt den Grenzbereich Mittel-/Oberoligozän (Nannoplankton-Zone NP 24) bis höheres Untermiozän (innerhalb der Nannoplankton-Zone NP 3). Das tiefste Untermiozän (Nannoplankton-Zone NN 1) ließ sich in keiner Probe eindeutig nachweisen. Möglicherweise liegt eine kurzfristige Sedimentationsunterbrechung bzw. Abtragungsphase an der Oligozän/Miozän-Grenze vor.

7. Ablagerungsraum und Fazies

Während des Untermiozäns wies das Gebiet des Blattes 5972 San Juan einen im Gegensatz zum Alttertiär stärker untergliederten marinen Ablagerungsraum auf. Der Nordrand des heutigen Valle de San Juan befand sich vermutlich im Bereich des Schelfhanges, der einer weiter im Norden befindlichen Insel – der Ur-Cordillera

Central – vorgelagert war. Nach den (mikro-)paläontologischen Befunden und der petrographischen Zusammensetzung der Sabaneta-Schichten erscheint höheres Bathyal bis äußeres Sublitoral wahrscheinlich. Der Südteil des Valle de San Juan und die Sierra de Neiba lag noch küstenferner im Bereich des mittleren, möglicherweise sogar tieferen Bathyals bis tieferen Neriticums.

Am Schelfhang im Norden kam es lokal zu submarinen Rutschungen. Teilweise wurden hier Bänke aus grobem Korallenschutt und Kalkstein-Konglomeraten abgelagert. Immer wieder wurde die Mergel-Sedimentation durch Trübeströme unterbrochen, die Sediment von der im Norden gelegenen Küste in das Meeresbecken umlagerten. Die feinkörnigsten Komponenten gelangten z. T. bis in den Bereich der Sierra de Neiba, wo das mittlere und höhere Untermiozän in typischer Flyschfazies überliefert ist (Derrumbadero-Schichten der Formation Sombrerito).

Mit den Trübeströmen wurden gelegentlich einige Bernsteingerölle von der Küste antransportiert und in relativ großer Küstenferne als isolierte Einzelgerölle innerhalb der distalen Turbidite abgelagert („allochthones Bernsteinvorkommen“ im Sinne von DIETRICH (1975). Bernsteinfunde ähnlicher Genese wurden von SOOM (1984: 15) aus dem Paläozän vom Nordrand der Schweizer Alpen (Schlieren- und Gurnigelflysch) beschrieben.

8. Lagerstättenpotential

Die im Abbau befindlichen Bernsteinlagerstätten der Dominikanischen Republik scheinen entweder im Flachwasser des unmittelbaren Küstenbereiches (BROUWER & BROUWER 1980: 317) oder im mittleren Abschnitt („mid fan“) eines submarinen Sedimentfächers (REDMOND 1980: 204) entstanden zu sein. Bei entsprechend günstigen energetischen Bedingungn konnten sich in beiden Fällen Bernsteingerölle zu abbauwürdigen Seifenlagerstätten anreichern.

Das Bernsteinvorkommen von Sabaneta ist in einem küstenferneren Ablagerungsraum entstanden. Es erscheint unwahrscheinlich, daß sich Bernstein hier oder in der unmittelbaren Umgebung zu wirtschaftlich interessanten Lagerstätten angereichert haben könnte. Innerhalb der am Staudamm von Sabaneta vorkommenden distalen Turbidite dürften Bernsteingerölle nach dem langen Transportweg, der großen mechanischen Beanspruchung und starken Durchmischung mit den sonstigen Sedimenten des Trübestromes nur als isolierte Einzelstücke vorkommen. Günstigere Bedingungen zur Bildung von Bernsteinlagerstätten sind in größerer Küstennähe zu erwarten.

Im Untermiozän lag die Südküste der damaligen Insel vermutlich mehrere km oder einige 10 km weiter nördlich vom Untersuchungsgebiet im Bereich der heutigen Cordillera Central. Die miozänen Gesteinsfolgen sind in diesem Raum nach den vorliegenden geologischen Karten (u. a. ZOPPIS 1969) vollständig erodiert bzw. bei der Überschiebung der Cordillera Central auf das Valle de San Juan zerstört worden. Auch wenn die Möglichkeit von Bernsteinlagerstätten am Südrand der Cordillera Central nicht grundsäztlich ausgeschlossen werden kann, wird sie als gering bewertet.

9. Literatur

BARONI URGANI, C. & SAUNDERS, J. B. (1980): The fauna of the Dominican Republic amber: the present status of knowledge. – Trans. 9th, Caribbean Geol. Conf., Santo Domingo, Dominican Republic, 1: 213–223, 1 Abb., 3 Taf.; Santo Domingo (Dom. Rep.).

Brouwer, S. B. & Brouwer, P. A. (1980): Geología de la región ambarifera oriental de la República Dominicana. – Trans. 9th Caribbean Geol. Conf., Santo Domingo, Dominican Republic, **1**: 303–322, 18 Abb., 2 Anh.; Santo Domingo (Dom. Rep.).

Dietrich, H.-G. (1975): Zur Entstehung und Erhaltung von Bernstein-Lagerstätten – 1: Allgemeine Aspekte. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh. **149/1**: 39–72, 13 Abb., 5 Tab.; Stuttgart.

DIGEMIN (Dirección General de Mineria) [Hrsg.] (1988): Mapa Geologico de la Republica Dominicana. Informe de la Hoja San Juan 5972. 121 S., 54 Abb., 4 Tab., 4 Kt.; Santo Domingo (Dom. Rep.).

Enciclopedia Dominicana (1976): Ambar. – Emciclopedia Dominicana, **I**: 51–54; Santo Domingo (Dom. Rep.).

Harms, F.-J. (1989): Tabellen zu geochemischen, mineralogischen, petrographischen und biostratigraphischen Untersuchungen auf dem Blatt 5972 San Juan der Geologischen Karte 1 : 100 000 der Dominikanischen Repbulik. 2 S., 7 Tab.; Hannover (unveröff. Ber. Archiv Bundesanstalt Geowiss. Rohstoffe, Hannover, Archiv-Nr.: 104887). – [1989a].

– (1989): Konglomeratisches Jungtertiär im Valle de San Juan (südwestliche Dominikanische Republik, Große Antillen): Zusammensetzung, Herkunft und Alter der Gerölle, Fazies. – Diss. Univ. Hannover: 200 S., 75 Abb., 6 Tab., 3 Anh.; Hannover. – [1989b].

Redmond, B. (1980): The tertiary of the Central Cordillera Septentrional. – Trans. 9th Caribbean Geol. Conf., Santo Domingo, Dominican Republic, **1**: 199–210, 8 Abb., 4 Tab.; Santo Domingo (Dom. Rep.).

Sanderson, M. W. & Farr, T. H. (1960): Amber with Insect and Plant Inclusions from the Dominican Republic. – Science, **131**: 1313; Washington (USA).

Schlee, D. (1980): Bernstein-Raritäten. Farben, Strukturen, Fossilien, Handwerk. 88 S., 145 Abb.; Stuttgart.

– (1984): Besonderheiten des Dominikanischen Bernsteins. – Stuttgarter Beitr. Naturk., C, **18**: 63–71, Taf. 12–24; Stuttgart.

– (1986): Der Bernsteinwald. Paläo-Umwelt im Bernsteinstück. – Katalog „Mineralientage München 1986“: 65–80, 32 Abb.; München/Oberhaching.

– (1990): Das Bernstein-Kabinett. Begleitheft zur Bernsteinausstellung im Museum am Löwentor, Stuttgart. – Stuttgarter Beitr. Naturk., C, **28**: 100 S., 73 Abb.; Stuttgart.

Schlee, D. & Glöckner, W. (1978): Bernstein. Bernsteine und Bernstein-Fossilien. – Stuttgarter Beitr. Naturk., C, **8**: 72 S., 10 Abb., 16 Taf.; Stuttgart.

Soom, M. (1984): Bernstein vom Nordrand der Schweizer Alpen. – Stuttgarter Beitr. Naturk., C. **18**: 15–20, 2 Abb., Taf. 11; Stuttgart.

Vaughan, T. W., Cooke, W., Condit, D. D., Ross, C. P., Woodring, W. P. & Calkins, F. C. (1922): Un reconocimiento geológico de la Republica Dominicana. – Serv. Geol. Rep. Dominicana, **1**: 302 S., 23 Taf.; Washington (USA). – [Als Nachdruck 1983 unter gleichem Titel bei Editora de Santo Domingo als Nr. 18 in der Reihe Colección de Cultura Dominicana der Sociedad Dominicana de Bibliófilos, Inc. erschienen.]

Zoppis, R. (1969): Atlas Geológico y Mineralógico de la República Dominicana; Santo Domingo (Dom. Rep.). – [Geol. Atlas 1 : 250 000 der gesamten Dominik. Rep.]

Anschrift des Verfassers:

Dr. F.-J. Harms, Erwinstr. 1, D-3000 Hannover 1, Bundesrepublik Deutschland – Fed. Rep. of Germany.

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-8530 Neustadt a. d. Aisch

937

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 164	51 S., 7 Taf., 7 Abb., 1 Tab.	Stuttgart, 20. 11. 1990

Neue Erkenntnisse über die Fortpflanzungsbiologie der Ichthyosaurier (Reptilia)

New information on the reproductive biology of ichthyosaurs (Reptilia)

Von Ronald Böttcher, Stuttgart

Mit 7 Tafeln, 7 Abbildungen, 1 Tabelle

AUG 8 1991
LIBRARIES

Summary

During the past more than 200 years more than 46 skeletons of *Stenopterygius* with youngs were found in the south German Posidonia Shales (Lower Jurassic). From these finds several features were determined to distinguish embryos from preyed young. Till now there exists no specimen proving that *Stenopterygius* preyed on young ichthyosaurs. Because of the shortness of the oesophagus and the stomach it is supposed that it was impossible for *Stenopterygius* to prey on animals of that size.

The smallest pregnant femal has a total length of two meters. The number of the embryos could reach eleven, their length at birth was 50 to 85 cm depending on the size of the mother. They developed in two uteri lying ventrolaterally of the vertebral column extending forwards up to the shoulder girdle, dorsal of the stomach. The embryos lay side by side (not one after another), straight, the skull mostly pointing to the skull of the mother. That means that most of them were born with their caudal fin first.

Zusammenfassung

Anhand von 42 Exemplaren von *Stenopterygius* mit Jungtieren aus dem süddeutschen Posidonienschiefer (Unterjura) werden Kriterien erarbeitet, die die Unterscheidung von Embryonen und gefressenen Jungtieren ermöglichen. Bei keinem der bisher bekannten Funde deuten diese Kriterien auf gefressene Jungtiere hin. Es wird daher vermutet, daß *Stenopterygius* gar nicht in der Lage war, Wirbeltiere dieser Größe zu verschlingen.

Die kleinsten trächtigen Weibchen sind zwei Meter lang. Die Embryonen, bis zu 11 an der Zahl, entwickelten sich in zwei langgestreckten Uteri, die ventrolateral der Wirbelsäule verliefen und craniad bis in Höhe des Schultergürtels oberhalb des Magens reichten. Die Embryonen lagen gebündelt nebeneinander (nicht hintereinander), gerade gestreckt, den Schädel fast durchweg craniad orientiert in den Uteri, woraus eine Geburt mit dem Schwanz voran resultierte. Die Geburtslänge betrug je nach Größe der Muttertiere 50 bis 85 cm.

Inhalt

1. Einleitung 2
2. Überblick über die bisher bekannten Funde 4
3. Bisherige Argumentation 9
   Branca 1908a 9
   Ottow 1950 10
4. Neufund eines Skeletts mit zehn Embryonen 10
   Beschreibung 10
   Deutung 13
5. Diskussion 13
   5.1. Postmortale Verlagerungen 13
   5.2. Embryonen 15
      5.2.1. Lage innerhalb der Leibeshöhle der Muttertiere 16
         Lage in der caudalen oder cranialen Hälfte 16
         Lage im dorsalen Teil der Leibeshöhle 17
         Lage gerade ausgestreckt parallel zur Wirbelsäule 17
         Lage gebündelt nebeneinander 19
         Lage in zwei Gruppen 20
         Orientierung der Schädel 21
      5.2.2. Anzahl der Embryonen pro Muttertier 23
      5.2.3. Größe der Embryonen 25
      5.2.4. Unvollständig erhaltene Embryonen 30
   5.3. Gefressene Jungtiere 31
6. Schlußfolgerungen 34
7. Literatur 35

1. Einleitung

Beim Abbau des unterjurassischen Posidonienschiefers (Schwarzjura ε, Toarcium) in der Gegend um Holzmaden (Baden-Württemberg) sind im Laufe der vergangenen über 200 Jahre mehrere hundert Ichthyosaurierskelette gefunden worden, die in viele Museen und Sammlungen innerhalb und außerhalb Europas gelangt sind. Bemerkenswerterweise zeigt bereits der früheste Fund, der heute noch erhalten ist, ein Jungtier zwischen den Rippen (SMNS 2, Taf. 2, Fig. 2). Dieses im Jahre 1749 entdeckte Exemplar wurde von G. F. Jäger 1824 zunächst in lateinischer Sprache, 1828 dann auch in deutsch beschrieben, ohne daß er sich aber zur Deutung des kleinen Skeletts näher äußerte. Dies geschah erst 1842 auf der 20. Versammlung der deutschen Naturforscher und Ärzte in Mainz, wo er als erster (also noch vor Pearce 1846) die Vermutung vortrug, daß das kleine Skelett als reifer Fötus anzusehen sei, daß also die Ichthyosaurier lebendgebärend waren (G. F. Jäger 1852).

Aber auch die Meinung, daß Ichthyosaurier die Jungen der eigenen Art gefressen haben, wurde bereits sehr früh vertreten. So beschrieb Bronn (1844: 678) einen Ichthyosaurier aus dem Posidonienschiefer, bei dem die „Ausfüllungs- oder Koprolithen-Masse des Bauches“ mit vielen kleinen Knochen eines Ichthyosauriers durchmengt sei. Dabei bestehe kein Zweifel, daß ein kleineres Exemplar von einem größeren verschlungen worden sei. Leider kann dieser Tatbestand nicht überprüft werden, da der Verbleib des Skeletts unbekannt ist.

Während nun die Ansicht Jägers seit langem allgemein anerkannt ist, war nach wie vor unklar, ob die Ichthyosaurier auch Junge ihrer eigenen Art gefressen haben, und woran man einen Embryo von einem gefressenen Jungtier unterscheiden kann. Mit diesen Fragen haben sich neben zahlreichen Autoren, die sich beiläufig dazu äußerten, vor allem Branca (1908 a + b) und Ottow (1950) beschäftigt. Die Argumente dieser beiden Autoren sollen hier überprüft werden, wobei auf ein inzwischen bedeutend umfangreicheres Fossilmaterial zurückgegriffen werden kann.

Anlaß, sich erneut mit der Embryonenfrage zu beschäftigen, war das Skelett eines *Leptopterygius*, in dessen Leibeshöhle sich ebenfalls Wirbel kleiner Ichthyosaurier fanden. Dabei handelt es sich jedoch nicht um Embryonen, sondern um gefressene *Stenopterygius*-Jungtiere, also nicht um gefressene Junge der eigenen Art (BÖTTCHER 1989). Die Bearbeitung und Deutung dieses Fundes erforderte auch eine Untersuchung der *Stenopterygius*-Skelette mit Embryonen, wobei einige Gesetzmäßigkeiten festgestellt wurden, die bisher nicht bekannt waren oder nicht genügend Berücksichtigung fanden. Diese ergaben wiederum neue Erkenntnisse über die Anatomie der Ichthyosaurier, die uns in die Lage versetzen, bei beinahe jedem Fund zu entscheiden, ob es sich um Embryonen oder gefressene Jungtiere handelt. Die dadurch möglich gewordene Identifizierung weiblicher Skelette ist unter anderem bei der Suche nach Geschlechtsdimorphismen von Bedeutung.

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit betreffen genau genommen nur die Gattung *Stenopterygius* aus dem oberen Unterjura, da von anderen Gattungen kaum derartige Funde bekannt sind. Lediglich von *Ichthyosaurus* aus dem englischen unteren Unterjura und von *Mixosaurus* aus der mittleren Trias der Schweiz ist jeweils ein Skelett mit kleinen Individuen bekannt (PEARCE 1846; BÜRGIN et al. 1989). Während es sich bei dem *Ichthyosaurus*-Fund wegen der sehr geringen Größe des kleinen Individuums eindeutig um einen Embryo handelt, sind bei dem *Mixosaurus*-Skelett das große und das kleine Individuum so stark disartikuliert (BÜRGIN et al. 1989: Abb. 9d), daß sich eine gesicherte Aussage nicht machen läßt. Dennoch kann man wegen des recht einheitlichen Körperbaus der Ichthyosaurier davon ausgehen, daß alle Arten vivipar waren. Zur Frage, ob sie auch Junge ihrer eigenen Art gefressen haben, geben die außerhalb des Posidonienschiefers gefundenen Skelette jedoch keine Hinweise.

Auf eine Untergliederung in die verschiedenen Spezies von *Stenopterygius* wurde verzichtet, da die Systematik der Gattung noch nicht hinreichend geklärt ist. So ließen sich bei der Revision der deutschen Lias-Ichthyosaurier durch MCGOWAN (1979) selbst vollständig erhaltene Skelette zum Teil keiner bestimmten Art zuordnen (MCGOWAN 1979: 100), bei zahlreichen weiteren war die Zuordnung unsicher. Sofern es die Fortpflanzungsbiologie betrifft, sind aber wohl keine größeren Abweichungen zwischen den einzelnen Arten zu erwarten. Dies wird schon dadurch belegt, daß sowohl die kleinsten als auch die größten Skelettfunde mit Embryonen der aufgrund der fehlenden Bezahnung leicht zu identifizierenden Art *S. quadriscissus* angehören.

Die Skelette wurden teils im Original untersucht (Bad Boll, Bonn, Frankfurt, Holzmaden, München, Stuttgart, Tübingen), teils anhand von Abbildungen in der Literatur, teils anhand von zugesandten Fotos. Die Skelettlänge wurde entlang der Wirbelsäule gemessen.

Dank

Das Zustandekommen der vorliegenden Arbeit wäre nicht möglich gewesen ohne die Hilfe zahlreicher Personen, die mir nützliche Informationen zum Auffinden von Skeletten gaben, mir die Untersuchung von Funden gestatteten und die mich vor allem durch die bereitwillige Zusendung von Fotos, Beschreibungen und Maßen unterstützt haben. Auch Diskussionen erbrachten manch hilfreichen Hinweis. Hierfür bedanke ich mich sehr bei R. Baudenbacher, Naturkundemuseum Leipzig; Dr. G. de Beaumont, Muséum d'Histoire Naturelle, Genf;

Prof. Dr. R. Dehm, Universität München; Dr. L. Eißmann, Universität Leipzig; Prof. Dr. W. Filipowiak, Muzeum narodowe, Szczecin (Stettin); G. Fischer, Schieferwerk, Holzmaden; Dr. E. S. Gaffney, American Museum of Natural History, New York; R. Hauff, Museum Hauff, Holzmaden; Dr. W.-D. Heinrich, Museum für Naturkunde an der Humboldt-Universität, Berlin; Dr. M. Hellmund, Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart; R. Hildenbrand, Ohmenhausen; A. Hungerbühler, Universität Tübingen; Dr. H. Kollmann, Naturhistorisches Museum, Wien; Frau R. Krantz, Rheinisches Mineralien-Kontor, Bonn; Dr. R. Kraatz, Universität Heidelberg; Frau Dr. A. C. Milner, Natural History Museum, London; Prof. Dr. G. Olszak, Universität Leipzig; Dr. G. Plodowski, Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt am Main; Dr. K. L. Rauscher, Universität Wien; Prof. Dr. H. Remy, Universität Bonn; Dr. M. Sander, Universität Zürich; Dr. J. L. Sanz, Universität Madrid; Frau K. Seidel, Tübingen; Prof. Dr. M. Störr, Universität Greifswald; Prof. Dr. E. Stüber, Haus der Natur, Salzburg; H. Temme, Kurhaus Bad Boll; Frau Dr. M. Véran, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris; Dr. A. Vörös, Naturhistorisches Museum, Budapest; Dr. W. U. Weitschat, Universität Hamburg; Prof. Dr. P. Wellnhofer, Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, München; Prof. Dr. F. Westphal, Universität Tübingen; Dr. R. Wild, Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart. Für die kritische Durchsicht des Manuskripts danke ich Dr. G. Bloos und Dr. E. P. J. Heizmann, beide Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, ersterem auch für die redaktionelle Betreuung der Arbeit.

Für die Anfertigung zahlreicher Fotografien, die zum Teil hier wiedergegeben sind, zum Teil als Vorlagen für Zeichnungen dienten, bedanke ich mich bei den mir unbekannt gebliebenen Fotografen der verschiedenen Institute sowie bei H. Lumpe, Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart.

2. Überblick über die bisher bekannten Funde

Um die Untersuchungen auf eine möglichst breite Basis zu stellen, wurde versucht, Informationen über alle bisher bekannten Funde zusammenzutragen (Tab. 1). Trotz intensiver Suche konnte der Verbleib einiger Skelette nicht geklärt werden. Dies betrifft vor allem zwei Funde, über die in der Literatur recht genaue Angaben vorliegen. Das eine ist das bereits erwähnte Skelett mit angeblich gefressenem Jungtier, von dem Bronn (1844: 678) eine detaillierte Beschreibung mit zahlreichen Maßen gegeben hat. Vier Jahre später waren Bronn (1849) bereits mehrere derartige Skelette bekannt, deren Verbleib jedoch ebenfalls unbekannt ist. Da Bronn unter anderem auch mit Fossilien gehandelt hat, ist es möglich, daß die Skelette vorübergehend in seinem Besitz waren. In der paläontologischen Sammlung der Universität Heidelberg befinden sie sich heute jedenfalls nicht.

Von dem zweiten verschollenen Fund hat Wurstemberger (1876: 225) eine ebenfalls recht genaue Beschreibung mit einigen Maßen gegeben. Dieses Skelett wurde auch von Krauss (1878: 2), Seeley (1880: 71) und Quenstedt (1882–1885: 201) erwähnt, jedoch ohne daß einer der Autoren Angaben über den Aufbewahrungsort machte. Es existiert jedoch ein Foto eines Ichthyosauriers mit Embryonen, das recht gut mit der Beschreibung Wurstembergers übereinstimmt. Dieses Bild befindet sich heute im Besitz von Frau K. Seidel, Tübingen, einer Ururenkelin von Jakob Hildenbrand aus Ohmenhausen bei Reutlingen. Hildenbrand (1826–1904), ein Weber aus Dürnau, wurde von Quenstedt in die Geologie eingeführt, arbeitete dann als dessen Gehilfe und schließlich als kartierender Geologe für das Statistische Topographische Büro in Stuttgart (Hölder 1977: 120, 122). Nebenher hat er mit Fossilien und geologischen Objekten gehandelt. Er stand also in engem Kontakt zur Universität Tübingen, so daß Wurstemberger, ein Doktorand Quenstedts, dieses Skelett durchaus gekannt haben kann. Da auf der Rückseite des Fotos die Plattenmaße angegeben sind (2,64 × 0,98 m), lassen sich die Maße des Skeletts recht genau

Nr.	Eigentümer		Inv.-Nr.	Fundschicht	Länge (m)	Anzahl der Embryonen	Abbildung in vorl. Arbeit
	Ort	Institution					
1	Bad Boll	Kurhaus			2,5	2	Taf. 4, Fig. 3
2	Berlin	Museum für Naturkunde		II_{10}	3,0	2	Taf. 4, Fig. 5
3				II_3	2,5	11	Taf. 7, Fig. 5
4	Bonn	Institut für Paläontologie der Univ.			2,5	1	Taf. 1, Fig. 5
5	Frankfurt a. M.	Forschungsinstitut Senckenberg		II_9	3,3	1	Taf. 3, Fig. 5
6	Genf	Muséum d'Histoire Naturelle			2,6	1	--
7	Graz	Landesmuseum Joanneum		II_3	2,5	1	Taf. 3, Fig. 2
8	Holzmaden	Museum Hauff		II_9	3,1	6	Taf. 6, Fig. 1
9					3,5	7	Taf. 7, Fig. 1
10				II_3	2,7	1	Taf. 3, Fig. 1
11	Kiel	Geologisches Institut der Universität		II_{10}	3,4	1	Taf. 3, Fig. 4
12	Konstanz	Bodensee-Naturmuseum			2,0	1	--
13	Leipzig	Wissenschaftsber. Geophysik d. Univ.			3,4	2	Taf. 1, Fig. 2
14	Leningrad	Akademie der Wissenschaften		II_1	2,6	1	Taf. 3, Fig. 3
15	London	Natural History Museum	R 3300		2,5	6	Taf. 6, Fig. 2
16	Madrid	Museo Nacional de Ciencias Naturales			2,8	1	Taf. 4, Fig. 2
17	München	Bayerische Staatsammlung für Paläontologie und historische Geologie				9	Taf. 6, Fig. 4
18			1960 I 36	II_3	2,5	8	Taf. 6, Fig. 3
19	New York	American Museum of Natural History			2,9	7	Taf. 7, Fig. 2
20	Paris	Muséum National d'Histoire Naturelle			2,2	1	Taf. 2, Fig. 5
21	Salzburg	Haus der Natur			3,1	2	Taf. 5, Fig. 2
22	Stettin	Städtisches Museum (1920)			3,0	2	Taf. 1, Fig. 1
23	Stuttgart	Staatliches Museum für Naturkunde (SMNS)	2	II_3	2,5	1	Taf. 2, Fig. 2
24			6293	II_1	2,2	4	Taf. 5, Fig. 4
25			7402	II_6	2,7	1	Taf. 4, Fig. 1
26			10460	II_3	2,9	4	Taf. 1, Fig. 3
27			16811	II_4	3,0	3	Taf. 5, Fig. 3
28			50007	II_3	3,1	10	Taf. 7, Fig. 4
29			50963	II_3	3,0	2	Taf. 1, Fig. 4
30			51948	II_3	2,5	2	--
31			52036	I_2	2,1	10	Taf. 6, Fig. 5
32			53001	II_{10}	3,4	1	Taf. 2, Fig. 1
33			54050	II_3	2,4	1	--
34			54062	II_2	2,4	5	--
35			54064	II_2	2,4	4	Taf. 5, Fig. 5
36			54816	II_3	2,6	1	--
37			56823	II_4	3,5	1	Taf. 4, Fig. 4

Nr.	Eigentümer		Inv.-Nr.	Fundschicht	Länge (m)	Anzahl der Embryonen	Abbildung in vorl. Arbeit
	Ort	Institution					
38	Tübingen	Geologisch-paläontologisches Institut der Universität (GPIT)	1491/1	II_6	3,1	2	Taf. 5, Fig. 1
39			1491/6	II_{10}	3,3	1	Taf. 2, Fig. 4
40			QU.1858:219		3,1	1	Taf. 2, Fig. 3
41	Tucumán	? (v. HUENE 1931: 351)		II_3	2,4	2	--
42	Wien	Naturhistorisches Museum			2,1	7	Taf. 7, Fig. 3
43	Wien	Institut für Paläontologie der Univ.				(1)	--
44	?	? (WURSTEMBERGER 1876)		I_2	2,4	5	Abb. 1
45	?	? (BRONN 1844)			2,3	?	--
46	?	? (JÄGER 1856)			2,5	1	--

Tab. 1. Überblick über die Skelettfunde von *Stenopterygius* mit kleinen Individuen in der Leibeshöhle. Alle Skelette stammen aus dem Schwarzjura ε (Unteres Toarcium) des Fundgebiets Holzmaden. Die Fundschichten entsprechen der Unterteilung des Schwarzjura ε durch HAUFF (1921). Als Längen sind die Gesamtlängen, gemessen entlang der Wirbelsäule, angegeben. Die Längen unvollständiger Skelette wurden zur besseren Vergleichbarkeit ergänzt. Da die meisten Skelette mehr oder weniger disartikuliert sind, wurden die Längen nur in Dezimeter angegeben. Die Anzahl der Embryonen ließ sich besonders bei Exemplaren mit mehreren kleinen Individuen nicht in jedem Fall genau ermitteln. Dies betrifft die Funde Nr. 3, 9, 17, 18, 28, 29, 34, 35, 42 und 44.

berechnen. Dabei ergeben sich allerdings zwei bedeutende Unterschiede zu den Angaben WURSTEMBERGERS. So ist nicht die Wirbelsäule 2,40 m lang, sondern das gesamte Skelett. Außerdem beträgt der Durchmesser der größten Wirbel der kleinen Skelette nicht 4 mm sondern 12 mm. Die übrigen Maße und vor allem die recht genaue Beschreibung WURSTEMBERGERS stimmen jedoch mit dem Foto so gut überein, daß kein Zweifel daran besteht, daß das Foto das Original WURSTEMBERGERS zeigt. Da der Verbleib des Skeletts nach wie vor unbekannt ist, wird es hier erstmals abgebildet, um so vielleicht doch noch den heutigen Aufbewahrungsort in Erfahrung zu bringen (Abb. 1).

Außer diesem Foto existieren noch weitere Hinweise darauf, daß HILDENBRAND Ichthyosaurier-Skelette mit Embryonen besessen hat. So wurde im Jahre 1854 vom „Petrefaktenhändler HILDENBRANDT“ auf der Münchener Industrieausstellung ein etwa 2,5 m langes Skelett mit einem etwa 60 cm langen, bereits geborenen Jungtier, dessen Schädel nach hinten zeigte, ausgestellt (G. F. JÄGER 1856: 962). 1878 stand in Reutlingen ein weiteres Skelett mit mehreren Jungen (nicht das Exemplar WURSTEMBERGERS) zum Verkauf (SEELEY 1880: 72). Da Ohmenhausen ein Nachbarort von Reutlingen ist, könnte auch hier HILDENBRAND der Besitzer gewesen sein. 1894 schließlich wurden der Reutlinger Naturaliensammlung im Spendhaus „von Geognost HILDENBRAND von Ohmenhausen“ zur Ausstellung überlassen: 2 Ichthyosaurier mit Jungen im Leib, je 2,60 m lang, 3 kleinere Ichthyosaurier (Schwäbische Kronik vom 14. April 1894, S. 742, s. a. ECK 1898: 92). Beide Skelette befinden sich heute nicht mehr in Reutlingen. Es könnte sich bei dem einen Exemplar um das Skelett WURSTEMBERGERS gehandelt haben, das zweite Exemplar hat HILDENBRAND vermutlich kurz vor seinem Tod nach London verkauft (Auskunft von Herrn R. HILDENBRAND, Ohmenhausen und Frau K. SEIDEL, Tübingen).

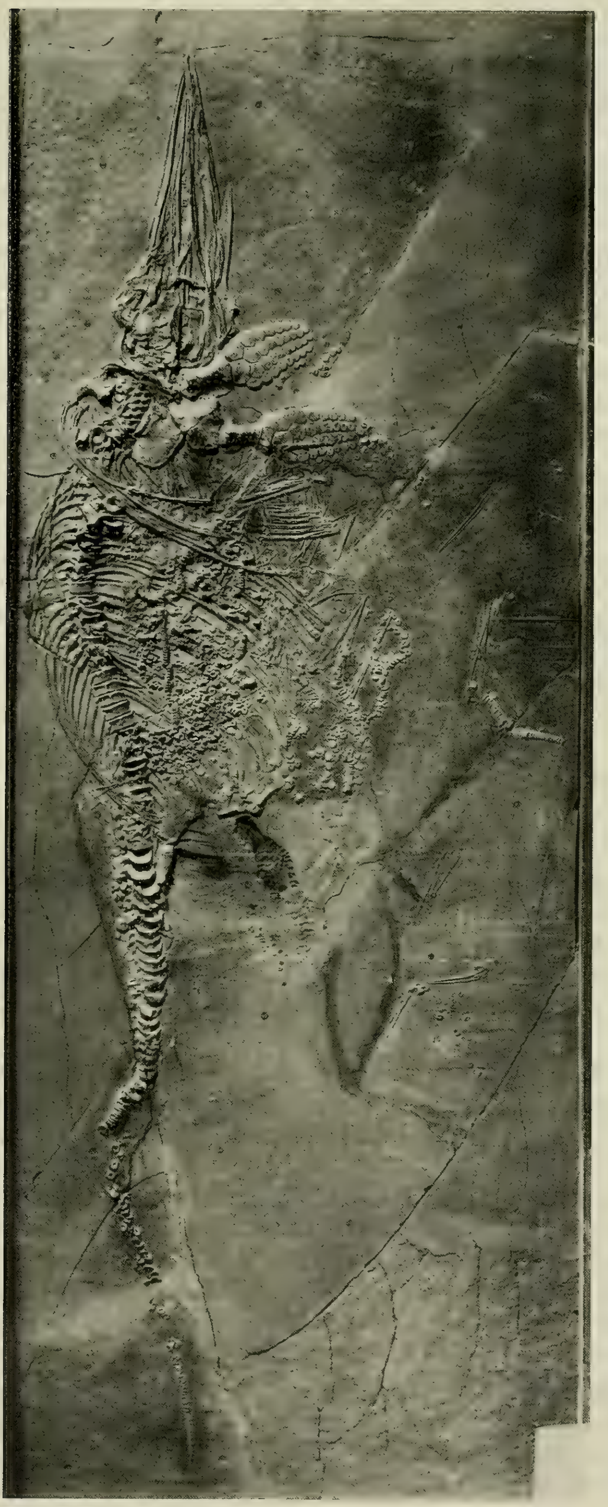


Abb. 1. *Stenopterygius* sp. aus dem Schwarzjura ε der Gegend um Holzmaden. Skelett, das höchstwahrscheinlich der Beschreibung von Wurstemberger (1876: 225) zugrunde lag. Wo sich der Fund heute befindet, ist unbekannt.

Auch im Besitz der Fossilienhandlung Krantz in Bonn haben sich Ichthyosaurier-Skelette mit Embryonen befunden. So erwähnte H. B. Geinitz 1864 in den Sitzungsberichten der naturwissenschaftlichen Gesellschaft Isis zu Dresden auf Seite 162 einen Ichthyosaurier mit vier Jungen, der sich im Besitz von Krantz befand. 1922 bildete v. Huene (Taf. 21, Fig. 7) als Umrißzeichnung ein Skelett eines „geschlechtsreifen, weiblichen Tieres“ ab, das 1906 von Krantz erworben worden sei. Auch hierbei könnte es sich um ein Skelett mit Embryonen gehandelt haben. Der Verbleib beider Funde war nicht mehr zu erfahren. Zwei oder drei weitere Skelette sollen sich angeblich in den USA befinden (Osborn 1905: 418), ein Skelett mit einem Embryo aus einer alten Sammlung soll vor kurzem nach Japan verkauft worden sein.

Das Schicksal zweier weiterer Skelette mit jeweils sieben Embryonen konnte dagegen geklärt werden. Es handelt sich um das New Yorker Exemplar (Taf. 7, Fig. 2) und um das ältere der beiden Münchener Exemplare (Taf. 6, Fig. 4). Das New Yorker Skelett ist im Jahre 1883 vom damaligen Königlichen Naturalien-Kabinett, dem Vorläufer des heutigen Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart, erworben und recht bald in dessen Ausstellungsräumen aufgehängt worden (O. Fraas 1887: 24). Bei O. Fraas tauchte erstmals die falsche Inventarnummer 6047 auf. Die richtige lautet 6647. Auch E. Fraas (1891: 35) hat es unter Nr. 6047 erwähnt. 1901 ist es dann im Tausch gegen Wirbeltiere aus Nordamerika an das American Museum of Natural History, New York gelangt und anschließend von Osborn (1905) und Branca (1908a) ausführlicher beschrieben worden. Liepmann (1926: 10) erwähnte es als New Yorker Exemplar Nr. 6047, Abel (1935: 15) führte es in einer Tabelle sogar zweimal auf, einmal unter „Museum in Stuttgart (No. 6047)“, einmal unter „Museum New York“. Auch Woodford (1965: 374) gab noch Museum Stuttgart als Aufbewahrungsort an, obwohl er die von ihm wiedergegebene Zeichnung vom American Museum erhalten hatte.

Swinton (1929: 11) will angeblich noch 1929 ein Skelett mit sieben Embryonen in Stuttgart gesehen haben, obwohl zu dieser Zeit dort kein solches vorhanden war. Möglicherweise liegt eine Verwechslung mit einem Skelett aus München vor (Branca 1908 a: 8, 10; Dacqué 1936: Taf. 42, Fig. 108), wo Swinton ebenfalls gewesen ist. Nach Auskunft von Herrn Prof. Dehm, übermittelt durch Herrn Dr. Wellnhofer, München, ist das Skelett beim Bombenangriff 1944 vernichtet worden.

Schließlich gibt es noch Hinweise auf ein zweites Skelett mit zwei Embryonen in Tübingen, obwohl sich nach Auskunft von Herrn Prof. Westphal dort nur ein derartiges Skelett befindet (GPIT 1491/1; v. Huene 1931: 365; Hofmann 1958: 22, 38, 48). Der erste Hinweis findet sich bei v. Huene (1931: 351), der zweite bei Hofmann (1958: 26, 38, 50). Die Beschreibung Hofmanns stimmt recht gut mit dem Tübinger Skelett Nr. Qu. 1858: 219 überein, bis auf die Tatsache, daß das Skelett nur einen Embryo enthält; v. Huene unterlief merkwürdigerweise der gleiche Fehler. Er bestimmte den Ichthyosaurier wie Hofmann als *Stenopterygius quadriscissus* aus Fundschicht εII_3 (Hofmann: $\varepsilon II_{3/4}$). Worauf die Fehler der beiden Autoren beruhen, war nicht zu klären.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß die Gesamtzahl der bisher gefundenen Skelette mit kleinen Individuen etwas größer sein dürfte, als die in Tabelle 1 angegebene Zahl von 46. Die genaue Zahl aller bisher gefundenen vollständigen Skelette adulter Stenopterygier ist zwar ebenfalls unbekannt, als grobe Schätzung kann man aber annehmen, daß mindestens 10% der Skelette mit Längen von mehr als 1,9 m kleine Individuen enthalten.

Soweit die Skelette für die Fragestellung vorliegender Arbeit von Interesse sind, und soweit Abbildungen zu bekommen waren, werden sie hier dargestellt. Verzichtet wurde auf eine Wiedergabe, wenn die Funde so stark disartikuliert sind, daß sie wegen der postmortalen Verlagerung der einzelnen Knochen keine gesicherten Erkenntnisse über die Natur der kleinen Skelette zulassen. Dies betrifft SMNS 54050, das vollkommen disartikuliert ist und wahrscheinlich nur ein junges Individuum enthält, und das ebenfalls stark zerfallene Skelett SMNS 54062 mit ca. fünf Embryonen, deren Schädel alle nach vorn orientiert liegen. Die vorderen drei Schädel liegen noch dicht beieinander hinter dem Schädel des Muttertieres, weitere Skelettpartien sind verlagert.

Bei vier weiteren, nicht abgebildeten Funden sind nur geringe Reste kleiner Individuen erhalten. So ist beim Konstanzer Skelett nur ein Teil der Schwanzwirbelsäule erhalten, das hinter dem Becken des Muttertieres liegt (M. JÄGER 1985: Abb. 9). Ein recht ähnlicher Fund ist SMNS 51948, bei dem Reste zweier Schwanzwirbelsäulen im Beckenbereich liegen. Bei SMNS 54816, das sich früher in der Sammlung ZELLER in Eislingen befand (v. HUENE 1922: 56), liegen einige Rumpfwirbel oberhalb des Mageninhalts des Muttertieres, einige Elemente der Hinterflosse weiter caudad ebenfalls im dorsalen Bereich der Leibeshöhle (BÖTTCHER 1989: Abb. 16). Bei dem Exemplar der Universität Wien sollen laut ABEL (1935: 9) einige Wirbel eines Embryos erhalten sein. Nach Auskunft von Herrn Dr. RAUSCHER, Wien, sind an dem betreffenden Skelett jedoch keine Reste eines Embryos zu erkennen, so daß dieser Fund wohl aus der Liste der Skelette mit Embryonen zu streichen ist.

3. Bisherige Argumentation

Es werden hier nur die Arbeiten von BRANCA (1908a) und OTTOW (1950) ausführlicher dargestellt, da sich diese am intensivsten mit der Embryonenfrage beschäftigt haben. Außer den beiden haben sich aber noch zahlreiche weitere Autoren zu der Problematik geäußert, auf deren Argumente, sofern sie von denen BRANCAS oder OTTOWS abweichen, in der Diskussion eingegangen wird.

BRANCA 1908a

BRANCA untersuchte das gesamte ihm bekannte Material, teils im Original, teils anhand von Fotos. Er kam zu dem Schluß, daß auf jeden Fall ein kleines Individuum gefressen worden sein müßte, und zwar das sehr kleine Exemplar des Berliner Skeletts mit zwei Embryonen (Taf. 4, Fig. 5). Als wichtigste Gründe führte er die erheblichen Größenunterschiede der beiden kleinen Skelette an, sowie die Lage des kleineren direkt über Resten gefressener Cephalopodon dicht hinter dem Schädel des großen Tieres (BRANCA 1908a: Abb. 1). Diese Deutung ist später auch von DREVERMANN (1926) und ABEL (1935: 16, 304) übernommen worden.

Bei zahlreichen anderen kleinen Individuen war BRANCA sich nicht sicher. So fand er es ungewöhnlich, daß 75% der Skelette mit dem Schädel nach vorn orientiert lägen, während bei Säugetieren eine umgekehrte Geburtslage die gewöhnliche sei. Er hielt diese Orientierung vielmehr für die übliche bei gefressenen Tieren, da sie von ihren Räubern von hinten ergriffen würden. Auch die Tatsache, daß nur 25% der kleinen Individuen hinten in der Leibeshöhle liegen, wo sie als Embryonen eigentlich liegen müßten, die übrigen aber in der Mitte (35%) oder sogar vorn (40%), ließ für ihn nur den Schluß zu, daß ein Großteil von ihnen entweder postmortal nach vorn geschoben oder gefressen worden sein müßte. Auch die zum Teil große Zahl von kleinen Skeletten sprach seiner Meinung nach dagegen, daß es sich ausschließlich um Embryonen handelt.

Branca hielt also die kleinen Individuen zum Teil für Embryonen, zum Teil aber auch für gefressene Jungtiere, ohne daß er jedoch in der Lage war, genaue Kriterien für eine Unterscheidung dieser beiden Möglichkeiten zu geben.

Ottow 1950

Ottow setzte sich in erster Linie mit der Argumentation von Branca (1908a) auseinander, ohne selber Untersuchungen an Skeletten vorzunehmen. Er bezweifelte vor allem Brancas Vermutung, daß die kleinen Skelette postmortal nach vorn verlagert worden seien. Auch hielt er die Orientierung der Skelette – Schädel nach vorn oder nach hinten gerichtet – für unerheblich bei der Entscheidung, ob es sich um gefressene Jungtiere oder um Embryonen handelt. Dennoch kam er zum gleichen Ergebnis wie Branca, nämlich daß beide Möglichkeiten fossil überliefert wären.

Allerdings führte er ein neues Argument in die Diskussion ein. Er nahm an, daß – wie bei Cetaceen und anderen Wirbeltieren – die Embryonen der Ichthyosaurier mit umgebogenem Schwanz hintereinander im Uterus gelegen hätten. Bei einer Länge der Leibeshöhle von *Stenopterygius* von 60 cm wären daher aus Platzgründen nur zwei Embryonen pro Uterus möglich. Da Reptilien einen paarigen Uterus besitzen, würde das bedeuten, daß ein Muttertier maximal vier Embryonen besessen haben kann. Die über diese Zahl hinausgehenden Individuen müßten daher gefressen worden sein. Diese geringe Anzahl von Embryonen sei im übrigen notwendig gewesen, damit sie sich zu vollständig ausgebildeten Tieren entwickeln konnten. Denn als Lungenatmer mußten sie in der Lage sein, sofort nach der Geburt selbständig an die Wasseroberfläche schwimmen zu können.

Ein Kriterium, woran gefressene Jungtiere von Embryonen zu unterscheiden sind, konnte er jedoch ebenfalls nicht angeben.

4. Neufund eines Skeletts mit zehn Embryonen

Vor der Diskussion der Embryonenfrage soll hier zunächst ein Neufund aus dem Schwarzjura εI_2 von Holzmaden beschrieben werden, der wegen seiner ausgezeichneten Erhaltung einige in diesem Zusammenhang recht bedeutende Merkmale erkennen läßt (SMNS 52036; Abb. 2; Taf. 6, Fig. 5).

Beschreibung

Das Skelett ist 2,08 m lang, kaum disartikuliert und sehr gut erhalten. In der Leibeshöhle erkennt man sieben kleine Skelette, die in zwei hintereinanderliegende Gruppen aufgeteilt sind. Die Schädel der vorderen fünf Skelette liegen eng zusammengedrängt im dorsalen Teil der Leibeshöhle mit den Schnauzen dicht hinter dem Schädel des großen Tieres. Die Schnauzenspitzen laufen dabei fast auf einen Punkt zu. Unterhalb der Schnauzen liegt ein Bereich frei von Embryonen, der Reste des ausblühenden Mageninhalts des großen Tieres zeigt (Diskussion über ausblühenden Mageninhalt s. Böttcher 1989). Allerdings ist dieser Bereich nachträglich ausgebes-

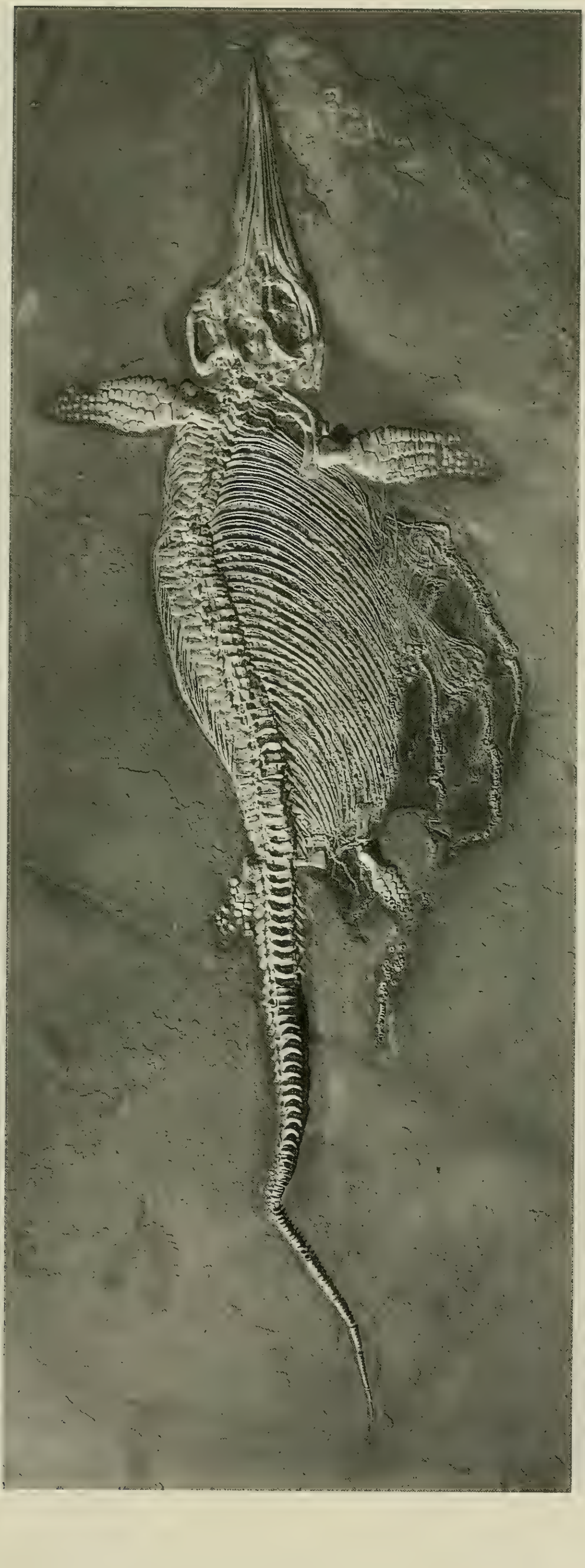
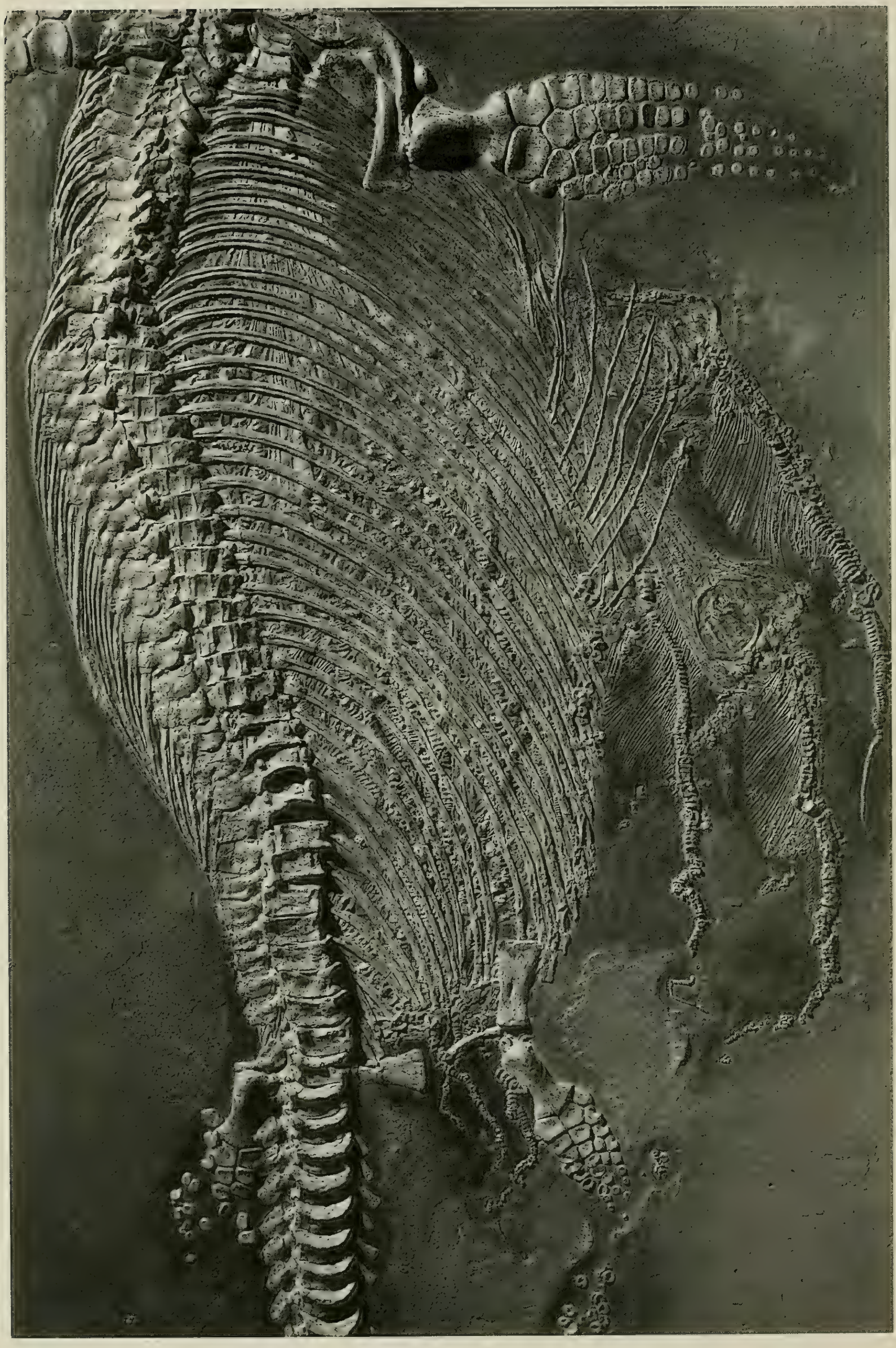


Abb. 2a. *Stenopterygius quadriscissus* mit zehn Embryonen; Schwarzjura ε I_2, Holzmaden (SMNS 52036).



sert worden, so daß statt der Ausblühungen fast nur noch aufgetragene Farbe zu erkennen ist. Drei der Schwanzspitzen liegen zwischen den Beckenknochen des Muttertieres, die übrigen sind nicht zu erkennen.

Etwas weiter caudad liegen zwei weitere Skelette, deren Schwanzspitzen bereits außerhalb der Leibeshöhle liegen. Eine der Schwanzwirbelsäulen ist abgerissen und liegt hinter dem Hinterpaddel des Muttertieres. Die übrigen Teile der beiden Skelette sind nur schemenhaft zu erkennen, da sie von den Skeletten der vorderen Gruppe überdeckt werden. Drei weitere kleine Skelette liegen auf der Ventralseite des großen Skeletts knapp außerhalb der Leibeshöhle. Diese drei dürften der hinteren Gruppe angehört haben. Auch ihre Schädel weisen wie die aller anderen nach vorn.

Maße lassen sich nur an den drei außerhalb liegenden Skeletten nehmen. Sie haben eine Länge von 52 cm bei einer Schädellänge von 18,5 cm.

Deutung

Das Skelett wird als Muttertier mit 10 Embryonen gedeutet. Dafür sprechen folgende Beobachtungen an den Embryonen, auf deren Bedeutung im Rahmen der nachfolgenden Diskussion im einzelnen eingegangen wird:

- Die Lage der kleinen Skelette reicht vom Beckenbereich bis in die Nähe des Hinterhauptes des Muttertieres.
- Sie liegen im dorsalen Teil der Leibeshöhle oberhalb des Magens. (Die drei im ventralen Teil liegenden Skelette wurden postmortal verlagert.)
- Sie liegen gerade ausgestreckt parallel zur Wirbelsäule des Muttertieres.
- Sie liegen in zwei Gruppen.
- Die Orientierung der Schädel ist craniad.
- Im Beckenbereich des Muttertieres liegen artikulierte Schwanzwirbelsäulen der Embryonen.
- Im Bereich des Magens liegen keine Embryonen.

5. Diskussion

Im folgenden wird die Deutung des Neufundes anhand der übrigen bisher bekannten Skelette überprüft, wobei im einzelnen auch auf die Argumente Brancas und Ottows sowie weiterer Autoren eingegangen wird. Dabei werden auch Probleme diskutiert, die bei der Deutung anderer Funde auftraten.

5.1. Postmortale Verlagerungen

Entscheidend für die Beurteilung der Fossilfunde ist zunächst die Beantwortung der Frage, inwieweit der heutige Befund vom ursprünglichen Zustand zu Lebzeiten der Ichthyosaurier abweicht. Das heißt, es muß zunächst festgestellt werden, ob postmortale Vorgänge die ursprüngliche Situation verändert haben. Erst danach können die Funde gedeutet werden.

Sehr rasch nach dem Tod der Tiere begann vom Verdauungstrakt ausgehend die Zersetzung der Weichteile. Dieser Vorgang spielte sich fast ausschließlich im anaeroben Milieu ab, wobei es zur Bildung von Fäulnisgasen kam (Wuttke 1983). Der Austritt dieser Gase durch die aufreißende Körperwand war eine der Hauptursachen für postmortale Verlagerungen. Bei diesem Vorgang konnten Körperteile der großen

---

Abb. 2b. Ausschnitt von 2a.

Individuen, vollständige kleine Individuen oder auch deren teilweise oder vollständig disartikulierten Skelette verlagert werden. Hinweise auf verlagerte Mägen (erkennbar am fossil erhaltenen Mageninhalt) finden sich relativ selten. Eine Erklärung hierfür ist möglicherweise, daß der Magen wie bei rezenten Anuren ein sehr fäulnisresistentes Organ gewesen ist (Wuttke 1983: 533).

Bei der Verlagerung durch Gasaustritt sind drei Arten unterscheidbar: Verlagerung innerhalb der Leibeshöhle, Verlagerung seitlich aus der Leibeshöhle heraus und Verlagerung caudad aus der Leibeshöhle heraus.

Verlagerung innerhalb der Leibeshöhle zeigt das Tübinger Skelett mit zwei Embryonen (Taf. 5, Fig. 1). Hier muß sich die Schnauze des einen Embryos bei der Eruption der Gase durch den Brustkorb des Muttertieres gebohrt haben. Denn das gesamte Skelett liegt innerhalb der Leibeshöhle und ist von Rippen überdeckt, lediglich die Schnauzenspitze ragt aus dem Brustkorb hervor und überlagert drei weitere Rippen. Zudem sind die beiden kleinen Skelette genau in Richtung auf den Bereich verlagert worden, wo der Skelettverband des Muttertieres am stärksten gestört ist, wo also die Bauchhöhle wahrscheinlich aufgerissen ist. Da der Mageninhalt des Muttertieres noch an seiner ursprünglichen Stelle liegt, kann es sich nicht um verlagerte gefressene Jungtiere handeln, sondern nur um Embryonen (s. u.). Bei dem Salzburger Skelett sind die zwei Embryonen anscheinend geringfügig in ähnlicher Weise verschoben (Taf. 5, Fig. 2).

Häufiger ist jedoch die Verlagerung aus der Leibeshöhle heraus zu beobachten. Ein Bereich, der beim Fäulnisprozeß des Kadavers bevorzugt aufriß, war die Bauchdecke. Eine Verlagerung aus dieser sekundär geschaffenen Körperöffnung heraus ist bei insgesamt sieben Skeletten zu beobachten, darunter auch bei dem oben beschriebenen Neufund. Bei sechs Funden handelt es sich eindeutig um Embryonen, weil entweder der Mageninhalt des Muttertieres, in dem gefressene Jungtiere liegen müßten, noch in situ erhalten ist (Taf. 6, Fig. 5), oder weil die kleinen Individuen nur geringfügig verlagert gerade ausgestreckt neben den übrigen Embryonen liegen (Taf. 5, Fig. 5; Taf. 6, Fig. 3; Taf. 7, Fig. 3), oder weil die Individuen sehr klein sind (Taf. 1, Fig. 2 u. 3). Bei dem siebten Exemplar sind die zahlreichen kleinen Skelette dagegen fast alle völlig disartikuliert und die einzelnen Knochen über eine weite Fläche verstreut (Taf. 7, Fig 4). Hier wurde das noch sehr gut erhaltene Muttertier in dorsolateraler Lage eingebettet, d. h. die Leibeshöhle öffnete sich bei der Entgasung nach oben, wobei die bereits weitgehend zerfallenen Embryonen mitgerissen wurden und ihre Knochen im weiten Umkreis um das Muttertier herum verstreut wurden. Die einzige Fläche, die frei ist von Embryonenresten, ist der Bereich, in dem der Magen (der Mageninhalt ist in situ erhalten) und die übrigen inneren Organe wie vor allem Herz, Lunge und Leber lagen. Es kann sich daher auch in diesem Fall nur um verlagerte Embryonen handeln.

Wesentlich seltener ist es vorgekommen, daß Embryonen durch die aufgerissene Körperwand caudad verlagert worden sind. Dieser Fall wird nur durch das New Yorker Skelett eindeutig belegt (Taf. 7, Fig. 2). Bei diesem liegen zwei Individuen noch in der für Embryonen üblichen Lage (s. u.), nämlich im dorsalen Bereich der Leibeshöhle parallel zur Wirbelsäule ausgestreckt, die Schnauzenspitzen direkt hinter dem Schädel des Muttertieres. Zwei Skelette liegen mit den Schädeln senkrecht in der Leibeshöhle, zwei im Beckenbereich zum Teil bereits außerhalb der Leibeshöhle, jedoch nicht im Geburtskanal, der siebte Schädel schließlich unterhalb des Schwanzknicks des Muttertieres. Die Wirbelsäulen liegen zum Teil von den Schädeln getrennt, zum Teil sind sie umgebogen. OSBORN (1905) nahm an, daß Wasserströmungen und Aasfresser die kleinen Skelette verstreut hätten. Ersteres ist unwahrscheinlich, weil dann auch das große Skelett stärker verdriftet sein müßte, letzteres war nicht möglich, weil so gut wie kein Bodenleben existierte. Ganz offensichtlich ist hier die Leibeshöhle unter dem Druck der Fäulnisgase aufgerissen, wobei ein Teil der Embryonen hinausgeschleudert wurde. Deutliche Hinweise hierauf geben einige Wirbelsäulen und Schädel kleiner Skelette im abdominalen Bereich der Leibeshöhle (WOODFORD 1965: Abb. 14–11). Diese liegt wie beim Tübinger Skelett mit zwei Embryonen (s. o.) zum Teil über, zum Teil unter den Rippen des Muttertieres. In eine derart unnatürliche Lage können sie nur beim Aufreißen der Leibeshöhle geraten sein, wobei auch die Rippen des Muttertieres bewegt worden sein müssen.

Auch bei drei weiteren Funden könnten die kleinen Individuen auf diese Art und Weise verlagert worden sein (Taf. 1, Fig. 4 u. 5, Taf. 7, Fig. 1). Da jedoch in diesen Fällen die großen Skelette keine eindeutigen Hinweise auf ein Aufreißen der Leibeshöhle in dieser Körperregion zeigen, könnten die Embryonen auch bei steigendem Gasdruck in der Leibeshöhle des Muttertieres aus der Geschlechtsöffnung herausgedrückt worden sein. Ermöglicht wurde das dadurch, daß die Zersetzung der Weichteile vom Magen-Darm-Trakt des Muttertieres ausging, während die Embryonen in ihrer keimfreien Umgebung zunächst noch geschützt lagen. Dieser Vorgang scheint sich so bei dem Stuttgarter Exemplar Nr. 6293 abgespielt zu haben, da hier die Schnauzenspitze des fast vollständig geborenen Tieres noch zwischen den Beckenknochen des Muttertieres liegt (Taf. 5, Fig. 4). Auch die unnatürlich nach dorsal gebogene Schwanzwirbelsäule des Jungtieres deutet darauf hin, daß das Jungtier ausgetrieben wurde, als es bereits am Meeresboden lag. LIEPMANN (1926a) deutete diesen Fund als Leichengeburt, was OTTOW (1950: 40) jedoch anzweifelte, da postmortale Muskelkontraktionen des Uterus bei Reptilien nicht möglich seien. Eine sehr ähnliche Erscheinung zeigt das Berliner Skelett mit elf Embryonen. Hier ist das junge Individuum allerdings erst zur Hälfte ausgetreten. Auffällig ist auch bei diesem Exemplar die abgeknickte Schwanzwirbelsäule, die bei Jungtieren dieser Größe noch fast gerade gestreckt sein müßte.

Als Ursache für die postmortale Verlagerung kleiner Individuen sind neben dem Transport durch Fäulnisgas noch zwei weitere Möglichkeiten diskutiert worden. So sind offensichtlich einzelne Ichthyosaurierleichen beim Absinken auf den Meeresboden schräg mit dem Schädel voran aufgetroffen, wobei einzelne kleine Individuen nach vorn gerutscht sein könnten. Auf diese Deutung, die nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen ist, wird auf S. 16 näher eingegangen. Auszuschließen ist jedoch, daß überlagerndes Sediment für Verlagerungen innerhalb der Leibeshöhle verantwortlich ist (E. FRAAS 1891: 36; DREVERMANN 1926: 182). Die Sedimentationsrate war sicherlich so gering, daß die Skelette längst in sich zusammengefallen waren, bevor eine nennenswerte Sedimentüberdeckung erfolgen konnte.

5.2. Embryonen

Die Ichthyosaurier hatten sich im Laufe ihrer Entwicklungsgeschichte in so hohem Maße an das Leben im Wasser angepaßt, daß sie vermutlich bereits zur Zeit der Trias nicht mehr in der Lage waren, zur Eiablage an Land zu gehen. Der Übergang von der Oviparie zur Viviparie war also eine zwangsläufige Folge ihrer ausschließlich aquatischen Lebensweise. Da dies eine seit langem anerkannte und schon früh durch eindeutige Fossilfunde belegte Tatsache ist, werden hier zunächst alle Aspekte unter diesem Gesichtspunkt diskutiert.

5.2.1. Lage innerhalb der Leibeshöhle der Muttertiere

Lage in der caudalen oder cranialen Hälfte

Schon früher war manchen Autoren aufgefallen, daß besonders bei mehreren Embryonen pro Muttertier die kleinen Skelette zum Teil sehr weit vorn in der Leibeshöhle liegen. Dies ist auch bei zahlreichen der neu hinzugekommenen Funde festzustellen, besonders eindrücklich bei SMNS 52036 (Abb. 2). Branca (1908a: 12) ging davon aus, daß Embryonen nur in der hinteren Hälfte der Leibeshöhle liegen dürften. Da sie aber zu einem nicht unerheblichen Teil vorn liegen, müßten diese entweder „gewaltsam nach vorn disloziert sein", oder es müßte „sich hier in einem größeren Maßstab um gefressene, verschluckte Tiere handeln". Wie jedoch bei rezenten Reptilien zu beobachten ist, können sich die Uteri (oder zumindest einer der beiden Uteri) bei Trächtigkeit craniad bis über die Lungen ausdehnen (Ten Cate-Hoedemaker 1933: Abb. 19). Dies muß offensichtlich auch bei *Stenopterygius* der Fall gewesen sein.

Bei nur ein oder zwei Embryonen pro Muttertier wäre jedoch zu erwarten, daß die kleinen Individuen nur in der caudalen Hälfte der Leibeshöhle liegen, was auch meist der Fall ist. Von dieser Regel gibt es jedoch auch einige Ausnahmen, wie z. B. das Berliner Skelett mit zwei Embryonen (Taf. 4, Fig. 5). Bei diesem liegt ein großer Embryo in der hinteren Hälfte der Leibeshöhle, ein zweiter, bedeutend kleinerer sehr weit vorn über dem Mageninhalt des großen Tieres (Branca 1908a: Abb. 1), weshalb es allgemein auch als gefressenes Jungtier betrachtet wurde (Branca 1908a; Drevermann 1926; Abel 1935: 304). Diese Deutung ist jedoch aufgrund der geringen Größe des Embryos auszuschließen (s. u.). Hofmann (1958: 37) hat die Lage dicht hinter dem Schädel des Muttertieres mit der besonderen Einbettungsweise des großen Tieres erklärt. Auffällig ist jedenfalls die unnatürlich stark gekrümmte Wirbelsäule des großen Tieres, die auf eine ungewöhnliche Einbettung hindeutet.

Auch das Frankfurter Skelett (Taf. 3, Fig. 5; Drevermann 1926) ist von Hofmann (1958) in gleicher Weise gedeutet worden. Wie bei dem Berliner Exemplar liegt auch hier ein kleines Skelett recht weit vorn in der Leibeshöhle über dem Mageninhalt. Drevermann (1926) vermutete, daß der tote Ichthyosaurier beim Niedersinken schräg auf den Meeresboden aufstieß, wodurch der Körper etwas gestaucht und geknickt wurde und Embryo und Magen nach vorn rutschten. Diese Deutung wurde von Ottow (1950) strikt abgelehnt.

Die Vermutung Drevermanns, daß manche Kadaver schräg auf dem Meeresboden auftrafen, ist wohl zutreffend, denn es existieren einige weitere Skelette, die keine andere Deutung zulassen. Bei diesen ragt die Schnauze nach der von der Liegendseite her erfolgten Präparation schräg aus der Gesteinsplatte heraus und das Skelett ist zum Teil stark gestaucht (v. Huene 1922: 64; Wunnenberg 1950: 175). Ein entsprechendes Exemplar mit Embryo ist erst kürzlich in Holzmaden gefunden worden (Taf. 4 , Fig. 4). Besonders bei diesem Fund, in geringerem Maße aber auch bei dem Berliner Skelett mit zwei Embryonen, scheint der Magen etwas craniad verschoben zu sein. In wie starkem Maße hiervon auch die Embryonen betroffen sind, ist schwer zu beurteilen. Es ist jedoch nicht in jedem Fall zur Verlagerung des Mageninhalts gekommen. Gerade das Frankfurter Skelett zeigt dies, denn sowohl Magen als auch Embryo liegen in der gleichen Position wie z. B. bei dem Leningrader Skelett, das in normaler Lage eingebettet wurde (Taf. 3, Fig. 3). Eine Verlagerung wird hier und möglicherweise zum Teil auch in den anderen beiden Fällen nur dadurch vorgetäuscht, daß der craniad des Magens liegende Körperabschnitt durch Umknickung und Stauchung der Wirbelsäule und des Schädels stark verkürzt erscheint. Da noch zwei weitere Funde mit relativ weit vorn liegenden Embryonen existieren (Taf. 3, Fig. 1; Taf. 4, Fig. 1), die keine Hinweise auf eine besondere Einbettungsart im Sinne Hofmanns oder Drevermanns geben, gibt es offensichtlich auch natürliche Ursachen für diese Lage.

Eine Möglichkeit wäre, daß von ursprünglich mehreren Embryonen die meisten bereits geboren waren, als das Muttertier mit dem letzten im Leib starb. Nicht auszuschließen ist auch, daß sich die Lage einzelner Embryonen in den durch Fäulnis weitgehend verflüssigten Eingeweiden geringfügig verschoben hat (Hofmann 1958: 39). Denn wie Hofmann zeigen konnte, lagen die Kadaver keineswegs immer horizontal auf dem Meeresboden, sondern meist in mehrfach gekrümmter Schräglage.

Die Lage weit vorn, nahe der Dorsalwand der Leibeshöhle, ist also durchaus mit der Deutung als Embryo in Einklang zu bringen.

Lage im dorsalen Teil der Leibeshöhle

Bei Skeletten mit mehreren Embryonen scheint auf den ersten Blick immer die gesamte Leibeshöhle bis in Höhe des Schultergürtels von Embryonen erfüllt zu sein (Taf. 6 und 7). Besonders bei dem oben beschriebenen Neufund (Abb. 2b), aber auch bei weiteren Exemplaren zeigt sich jedoch, daß im vorderen Teil der Leibeshöhle unterhalb der kleinen Schädel ein freier Bereich liegt, in dem – sofern erhalten – der Mageninhalt des großen Tieres zu finden ist. Dies trifft sogar dann noch zu, wenn die Skelette der Embryonen vollkommen zerfallen sind und durch die Eruption der Fäulnisgase über eine weite Fläche innerhalb und außerhalb der Leibeshöhle verstreut worden sind, wie dies bei SMNS 50007 der Fall ist (Taf. 7, Fig. 4; Ziegler 1975: Abb. 3). Auch hier wird dieser freie Bereich wie immer dorsocaudal von einigen Schädeln der Embryonen begrenzt. Die kleinen Skelette liegen also immer oberhalb des Magens.

Dies wird noch deutlicher, wenn man die Skelette mit nur einem Embryo betrachtet (Taf. 2 bis 4). Auch hier liegt das kleine Skelett fast immer im dorsalen Teil der Leibeshöhle nahe der Wirbelsäule des großen Tieres. Die wenigen Ausnahmen von dieser Regel sind auf postmortale Verlagerung zurückzuführen (s. o.).

Auch diese Erscheinung findet ihre Erklärung in der Anatomie der Reptilien, bei denen die Ovidukte und damit auch die Uteri im dorsalen Teil der Leibeshöhle ventrolateral der Wirbelsäule liegen (Goodrich 1930: Abb. 628). Dieses Merkmal wurde bereits von Johnson (1977) zur Identifizierung von Embryonen benutzt. Abel (1912: 79) hingegen wertete diese Lage gerade als Hinweis gegen eine Deutung als Embryo, allerdings nicht bei einem Ichthyosaurier sondern bei einem *Compsognathus* aus den Weißjura-Plattenkalken Bayerns.

Lage gerade ausgestreckt parallel zur Wirbelsäule

Es fällt auf, daß die kleinen Skelette in der Mehrzahl der Fälle gerade ausgestreckt parallel zur Wirbelsäule der Muttertiere in der Leibeshöhle liegen. Ausnahmen hiervon bilden einerseits die sehr kleinen Individuen und andererseits einige wenige größere Exemplare, bei denen dies wiederum auf postmortale Verlagerung zurückzuführen ist (s. o.). Dies trifft wohl auch auf zwei weitere, nahezu identische Skelette mit je einem Embryo zu, deren Schwanzwirbelsäulen umgeknickt sind (Taf. 2, Fig. 4 u. 5). In beiden Fällen ist eine Deutung als embryonale Krümmung (QUENSTEDT 1882–1885: 201) wegen der scharfen Knickung unwahrscheinlich. Es existiert demnach kein Fund, bei dem große Embryonen mit primär gekrümmter Wirbelsäule in der Leibeshöhle liegen.

In Tübingen befindet sich ein vollständig eingerolltes kleines Skelett mit einer geschätzten Gesamtlänge von 56 cm (E. FRAAS 1891: 36, Taf. 6, Fig. 3). Da keine Rippen eines größeren Ichthyosauriers auf der Platte erhalten sind, kann der Fund nicht aus der Leibeshöhle eines Muttertieres stammen, sondern das Tier muß bereits geboren gewesen sein. FRAAS vermutete, „daß dieses Tier noch von der Eihülle umschlossen im Schlamme eingebettet wurde". Auch QUENSTEDT (in SEELEY 1880: 71) und BRANCA (1908a: 11) werteten diesen Einzelfund als Beleg dafür, daß die Embryonen der Ichthyosaurier eingerollt im Uterus gelegen hätten. Die Möglichkeit der Geburt eines noch in den Eihäuten liegenden, eingerollten Embryos dieser Größe ist wohl auszuschließen (DREVERMANN 1926: 184). Dies wird dadurch bestätigt, daß alle bisher bekannten Skelette dieser Größe, die noch in der Leibeshöhle liegen, nicht eingerollt sind. Als mögliche Erklärung für die eingerollte Einbettung des Tübinger Exemplars bleibt nur, den Fund analog zu dem von KELLER (1977) beschriebenen eingerollten größeren Skelett als erbrochenes Beutetier (nicht als Speiballen, s. u.) eines großen Ichthyosauriers zu deuten. Von *Leptopterygius* ist bekannt, daß er unter anderem auch junge Stenopterygier gefressen hat (BÖTTCHER 1989). Reste sonstigen Mageninhalts, wie Cephalopodenhäkchen oder Fischschuppen, sind auf der Gesteinsplatte nicht zu finden.

Auch HOFMANN (1958: 38) nahm an, daß die Embryonen eingerollt im Uterus gelegen hätten. Er vermutete dies, weil bei dem Holzmadener Fund mit sechs Embryonen (Taf. 6, Fig. 1) ein Individuum mit dem Schädel nach hinten orientiert ist. Nach der durch die Fäulnis bedingten Auflösung der Uteruswände und der Eihäute wären die Embryonen aus der eingerollten in eine „ausgestreckte Stellung geschnellt", womit er die unterschiedliche Orientierung der Embryonen zu erklären versuchte. Wenn sich dies tatsächlich in allen Fällen so abgespielt hätte, wäre die Orientierung mit dem Schädel nach hinten häufiger zu erwarten, sie stellt aber die große Ausnahme dar (s. u.).

Man kann also davon ausgehen, daß die normale Lage größerer Embryonen vollkommen gerade ausgestreckt parallel zur Wirbelsäule der Muttertiere war. In allen Fällen eine postmortale Streckung der eingerollten Embryonen anzunehmen (E. FRAAS 1891: 36; BRANCA 1908a: 11; OTTOW 1950; HOFMANN 1958) erscheint äußerst unwahrscheinlich. Die Ichthyosaurier stehen also in dieser Beziehung im Gegensatz zu den meisten Wirbeltieren, bei denen die Embryonen meist mehr oder weniger gekrümmt mit umgebogenem Schwanz oder Hals im Uterus liegen. Aber auch vom rezenten Quastenflosser *Latimeria* ist z. B. bekannt, daß die Embryonen vollkommen gerade ausgestreckt im Uterus liegen (SMITH et al. 1975).

Die gestreckte Lage ist daher in diesem Fall kein Hinweis darauf, daß es sich um gefressene Jungtiere handelt (BRANCA 1908b: 395; ABEL 1912: 76), sondern vielmehr gerade darauf, daß es Embryonen sind, denn verschlungene Tiere werden wahrscheinlich nicht vollkommen gerade ausgestreckt im Magen gelegen haben (s. u.).

Bei allen bisher erwähnten Embryonen handelte es sich um geburtsreife Individuen mit Schädellängen von über 17 cm. Es gib jedoch noch eine Anzahl deutlich kleinerer Exemplare, deren Wirbelsäulen recht stark gekrümmt sind (Taf. 1, Fig.

1–3). Die Krümmung und Knickung der Wirbelsäulen ist zwar größtenteils etwas unregelmäßig und nicht unbedingt so, wie man sie von eingerollten Embryonen erwarten würde, es kann aber andererseits kein Zufall sein, daß derartige Lagen bei allen sehr kleinen Individuen vorkommen, bei größeren dagegen nicht. Dies würde bedeuten, daß die Embryonen zu Beginn ihrer Entwicklung eingerollt in den Eihäuten gelegen haben und sich erst ab einer bestimmten Größe gestreckt haben (Drevermann 1926: 185). Dieses Stadium wurde wahrscheinlich bei einer Schädellänge von etwa 11 bis 13 cm bzw. einer Gesamtlänge von etwa 30 cm erreicht, da alle größeren Skelette gestreckt liegen. Bei der Streckung hat sich dann wahrscheinlich auch entschieden, ob sich die kleinen Individuen mit dem Schädel caudad oder craniad orientierten.

Lage gebündelt nebeneinander

Ottow (1950) nahm an, daß die Embryonen mit umgebogenem Schwanz hintereinander im Uterus gelegen hätten. Das würde bedeuten, daß die Schädel der hinten liegenden Embryonen hinter dem Beckenbereich der vorderen Skelette liegen müßten (Abb. 3). Die Skelette mit zahlreichen Embryonen zeigen jedoch deutlich, daß die Schädel in Höhe des Rumpfbereiches der vorderen Skelette liegen (Taf. 6, Fig. 2–5; Taf. 7, Fig. 5).

Wie im vorhergehenden Kapitel dargelegt, liegen die großen Embryonen auch nicht mit umgebogenem Schwanz sondern gerade ausgestreckt in der Leibeshöhle. Sie können daher nicht hintereinander in den Uteri gelegen haben, sondern sie müssen aus räumlichen Gründen nebeneinander gelegen haben, wie dies auch an den Skeletten mit zahlreichen Embryonen zu erkennen ist. Damit weicht die Situation bei den Ichthyosauriern jedoch von der bei den rezenten Reptilien ab, bei denen die Embryonen eingerollt in hintereinanderliegenden „Eikammern“ liegen, so daß die Uteri ein perlschnurartiges Aussehen bekommen (Ten Cate-Hoedemaker 1933: Abb. 19). Die Situation muß eher der bei den viviparen Haien geähnelt haben, bei denen die Embryonen mehr nebeneinander als hintereinander in den Uteri liegen (Ten Cate-Hoedemaker 1933: Abb. 6; Baranes & Wendling 1981: Abb. 1a).

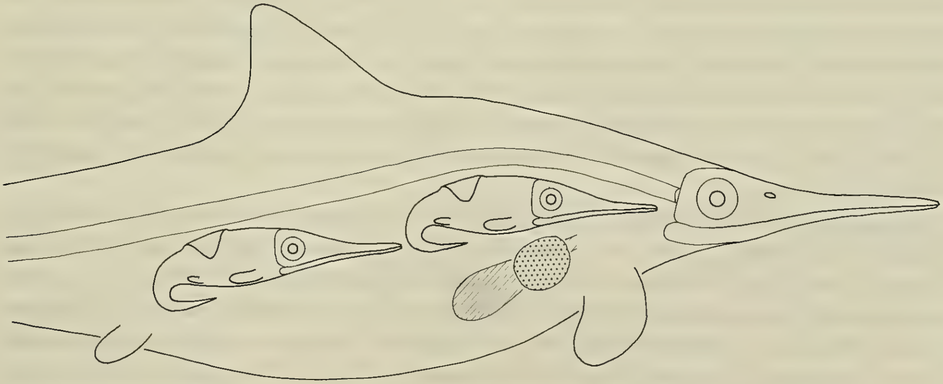


Abb. 3. Deutung der Lage der Embryonen von *Stenopterygius* durch Ottow 1950. Dargestellt sind nur die Embryonen eines der beiden Uteri. Schraffierte Fläche: Vormagen oder Magenblindsack; punktierte Fläche: Hauptmagen (nach Böttcher 1989).

Lage in zwei Gruppen

Die bei dem neuen Skelett festgestellte Unterteilung der kleinen Skelette in zwei Gruppen ist auch an weiteren Funden feststellbar. So zeigte das im Krieg zerstörte Münchener Exemplar Embryonen in einer sehr ähnlichen Lage (Taf. 6, Fig. 4). Da dieses Skelett von der Oberseite her präpariert ist, kann man in die geöffnete Leibeshöhle hineinsehen, wodurch auch die hintenliegenden Skelette besser zu erkennen sind. Das gleiche gilt für das Londoner Skelett (Taf. 6, Fig. 2). Auch bei dem Berliner Skelett mit elf Embryonen, das stärker zerfallen ist, sind sehr deutlich zwei hintereinanderliegende Gruppen erkennbar (Taf. 7, Fig. 5; BRANCA 1908a: Abb. 3). Das Holzmadener Skelett mit sechs Embryonen zeigt eine dicht beieinanderliegende hintere Gruppe von vier Skeletten und ein einzelnes weiter vorn liegendes Skelett (Taf. 6, Fig. 1; HAUFF 1953: Taf. 16, 17). Wie das oberhalb des Beckens außerhalb der Leibeshöhle liegende Jungtier zeigt, sind die übrigen Exemplare der vorderen Gruppe möglicherweise bei der Entgasung der Leibeshöhle nach außen verlagert worden. Bei den übrigen Skeletten mit zahlreichen Embryonen ist die Situation nicht so eindeutig, da die kleinen Skelette stärker zerfallen sind.

Gerade bei einer großen Zahl von Embryonen pro Muttertier vermuteten BRANCA (1908a) und OTTOW (1950), daß zumindest einige von diesen gefressen sein müßten. Da jedoch gefressene Jungtiere gemeinsam im Magen liegen müßten, käme nur eine der beiden Gruppen in Betracht, und zwar wohl nur die vorn liegende, wie dies auch BRANCA annahm. Da jedoch die Schädel dieser Individuen immer oberhalb des Magens liegen, niemals innerhalb des Mageninhalts, können auch sie nicht gefressen gewesen sein. Betrachtet man dagegen alle Skelette als Embryonen, ist eine Aufteilung in zwei Gruppen geradezu unumgänglich. Denn Reptilien besitzen einen paarigen Uterus, weshalb bei zahlreichen Embryonen diese niemals alle gemeinsam beieinanderliegen können.

Bei dem hier beschriebenen Neufund scheint der rechte Uterus weiter vorn gelegen zu haben, da die vordere Embryonengruppe die hinteren Skelette überlagert. Dies wird auch bei dem Londoner Skelett deutlich (Taf. 6, Fig. 2). Hier liegt ein Skelett der vorderen Gruppe oberhalb der Wirbelsäule des Muttertieres, also in der rechten Körperhälfte. Zwei Schädel der hinteren Gruppe dagegen sind von der Wirbelsäule teilweise verdeckt, sie liegen also in der linken Körperhälfte. Bei dem alten Münchener Exemplar liegt dagegen ein Skelett der hinteren Gruppe in der rechten Körperhälfte, die allerdings bei der Eruption der Fäulnisgase weit aufgerissen ist, wodurch dieses eine Individuum auch verlagert worden sein kann (DACQUÉ 1936: Taf. 42, Abb. 108). Die hintere Gruppe liegt immer etwa eine Schädellänge hinter der vorderen Gruppe.

Auch hierfür läßt sich eine Erklärung durch Vergleiche mit rezenten Reptilien finden. Bei diesen „zeigen sich insofern asymmetrische Verhältnisse, als sich die (Geschlechts-)Organe beider Seiten aneinander gewissermaßen vorbeischieben und dadurch statt nebeneinander teilweise hintereinander zu liegen kommen“ (WIEDERSHEIM 1909: 721). Außerdem liegen bei mehreren Embryonen diese in den beiden Uteri alternierend zueinander, so daß der geringe Platz in der Leibeshöhle optimal ausgenutzt wird (HARRISON & WEEKES 1925: 472). Bei oviparen Arten mit wenigen, besonders großen Eiern liegen diese ebenfalls versetzt hintereinander in den beiden Uteri (WERNER 1972: Taf. 1). Dies ist offensichtlich auch bei den Ichthyosauriern der Fall gewesen, so daß die trächtigen Uteri gestaffelt hintereinander lagen (Abb. 4).

Ein Unterschied zu den rezenten Reptilien besteht nur insofern, als die Embryonen in dem jeweiligen Uterus nicht hintereinander, sondern nebeneinander lagen (s. o.). Auch dafür, daß der rechte Uterus weiter vorn gelegen zu haben scheint als der linke, lassen sich unter den rezenten Reptilien Analogien finden. Da es bei den betreffenden Arten stets nur wenige Ausnahmen von dieser Regel gibt, wurde dies mit der Lage des Magens in der linken Körperhälfte erklärt, in der daher für den linken Uterus weniger Platz zur Verfügung steht (Weekes 1929: 44). Dies steht im Einklang mit der anatomischen Situation bei den Ichthyosauriern. Bei diesen liegt der größere Teil des Magens, der die verschluckte Beute aufnimmt und in dem die unverdaulichen Bestandteile zurückgehalten werden, in der linken Körperhälfte (Böttcher 1989: 11), wodurch das linke Ovar und der trächtige Uterus caudad gedrängt wurden (Abb. 4).

Orientierung der Schädel

Bereits Woodward (1906) war aufgefallen, daß bei mehreren kleinen Skeletten pro Alttier diese immer mit dem Schädel nach vorn in der Leibeshöhle liegen. Dies trifft auch für fast alle damals noch nicht bekannten Funde zu. Die Behauptung Swintons (1929), daß bei dem Londoner Exemplar die Schädel zum Schwanz der

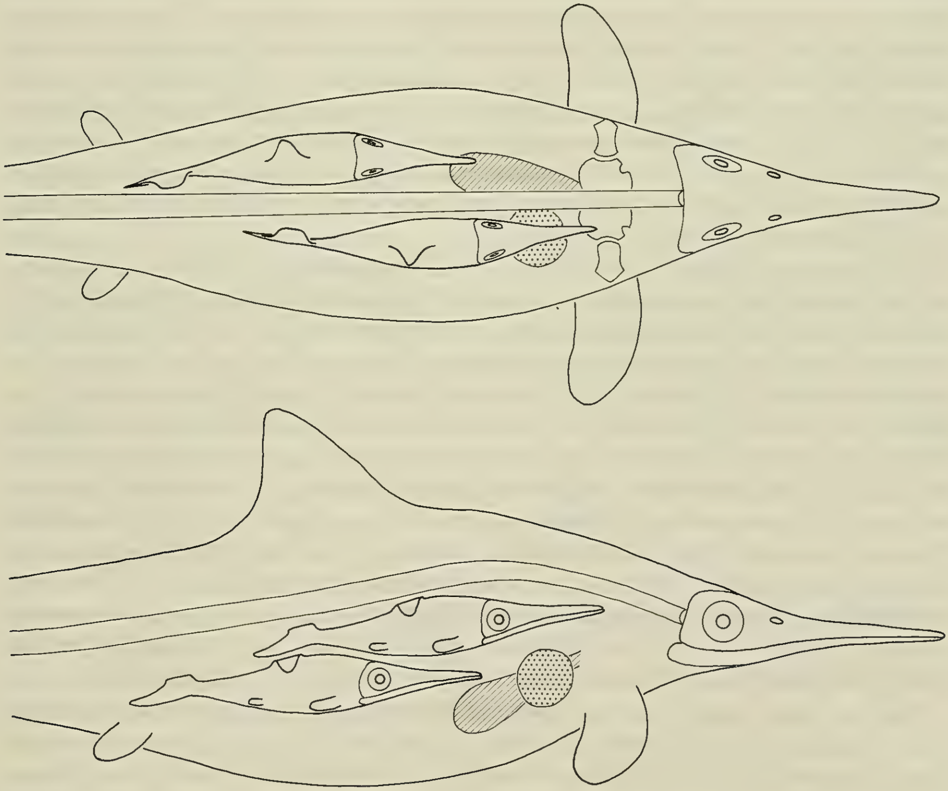


Abb. 4. Neue Deutung der Lage der Embryonen von *Stenopterygius.* Dargestellt ist jeweils ein Embryo pro Uterus. Schraffierte und punktierte Flächen: Magen (s. Erläuterung zu Abb. 3).
a. Ansicht von dorsal; b. Ansicht von lateral.

Mutter zeigen, ist falsch (Taf. 6, Fig. 2). Lediglich bei vier Exemplaren mit mehreren Embryonen liegt jeweils ein kleines Skelett in dieser Richtung (Taf. 5, Fig. 3 und 5; Taf. 6, Fig. 1; Taf. 7, Fig. 3). BRANCA (1908a: 10 ff.) bereitete die Deutung der vorherrschenden Schwanzendlage bei den Ichthyosauriern große Schwierigkeiten. Zum Vergleich zog er die rezenten Säugetiere heran, bei denen seiner Meinung nach die Kopfendlage die vorherrschende Geburtslage sei. Er nahm daher an, daß man „eher an gefressene als an embryonale Wesen denken möchte", zumal „gejagte, flüchtende Junge von hinten her erfaßt und verschluckt werden, also mit der Schnauze nach vorwärts gerichtet im Leib ihres Räubers liegen".

Nun verschlingen Tiere, die ihre Beute nicht zerteilen können, diese meist mit dem Kopf voran (SEHRWALD 1913: 543; DREVERMANN 1926) und nicht umgekehrt, wie BRANCA (1908a) annahm. Es ist also allein aus diesem Grund höchst unwahrscheinlich, daß es sich um gefressene Jungtiere handelt. Jedoch auch die wenigen kleinen Skelette, die mit ihren Schädeln caudad orientiert sind, können nicht gefressen worden sein, da sie im übrigen alle Merkmale von Embryonen zeigen.

Wie BRANCA war auch SEHRWALD (1913) der Meinung, daß die Ichthyosaurier mit dem Kopf voran geboren worden sein müßten. Da jedoch die große Mehrzahl der Embryonen umgekehrt in den Leibeshöhlen liegt, nahm er an, daß sie sich in den durch Fäulnis bereits verflüssigten Eingeweiden der Muttertiere um 180° gedreht hätten, so daß schließlich alle Schädel craniad ausgerichtet sind. Ganz abgesehen davon, daß sich dieser Vorgang nicht an der Küste abgespielt haben kann, wo „die Kadaver in dem seichten Wasser des Strandes gelegen haben, leicht hin und her geschaukelt vom Spiel der Wogen, gehoben und gesenkt von Ebbe und Flut" (SEHRWALD 1913: 545), erscheint es unmöglich, daß sich dieser Vorgang in der engen Leibeshöhle in über 90% der Fälle so abgespielt haben soll. Man muß vielmehr davon ausgehen, daß die kleinen Skelette in der überwiegenden Mehrzahl noch in ihrer ursprünglichen Orientierung liegen.

Das Problem mit der anscheinend falschen Orientierung der kleinen Ichthyosaurier entstand dadurch, daß BRANCA in seinem Vergleich mit den Säugetieren von falschen Voraussetzungen ausgegangen ist. Die Kopfendlage ist nur bei denjenigen terrestrisch lebenden Säugetierarten vorherrschend, die gewöhnlich nur ein einzelnes, weit entwickeltes Junges zur Welt bringen (OTTOW 1950: 37). So liegen z. B. bei Rindern 95% der Embryonen in Kopfendlage, bei Pferden 99% (RICHTER & GÖTZE 1950: 181). Bereits LIEPMANN (1926a: 6) hatte darauf aufmerksam gemacht, daß dagegen bei den multiparen Säugetieren keine bevorzugte Geburtslage zu beobachten sei. Seine auch von DREVERMANN (1931: 67) und RIESS (1986: 110) vertretene Meinung, daß dies auch bei den Ichthyosauriern der Fall wäre, trifft jedoch nur für die Skelette mit einem Embryo zu (8 Individuen liegen in Schwanzendlage, 6 in Kopfendlage). Bei den übrigen Skeletten liegen 94% der Embryonen in Schwanzendlage. Zwischen terrestrisch lebenden Säugetieren und Ichthyosauriern besteht also bezüglich der Geburtslage der Embryonen keinerlei Übereinstimmung.

Dies ist jedoch kein Grund, an der Natur der Ichthyosaurier-Embryonen zu zweifeln. Entscheidend ist vielmehr, daß man offensichtlich aquatisch lebende Tiere in dieser Beziehung nicht mit terrestrisch lebenden vergleichen kann. Bei im Wasser gebärenden Wirbeltieren sieht die Situation nämlich etwas anders aus. Während bei Knochenfischen anscheinend keine vorherrschende Geburtslage festzustellen ist (NEUMAYER 1929; DREVERMANN 1931), scheint bei viviparen Haien die Schwanzendlage vorzuherrschen (TEN CATE-HOEDEMAKER 1933: 306; GILBERT & SCHLERNITZ-

AUER 1966: 451; BARANES & WENDLING 1981: Abb. 1a), wenngleich es auch hier Ausnahmen davon gibt (PARKER 1882: Taf. 30). Bei dem jurassischen Coelacanthiden *Undina* wurden die Jungen anscheinend in Kopfendlage geboren (WATSON 1927), bei der rezenten *Latimeria* dagegen in Schwanzendlage (SMITH et al. 1975). Unter den Säugetieren werden die Jungen der im Wasser gebärenden Wale und Großflußpferde, soweit bekannt, überwiegend in Schwanzend- bzw. Steißendlage geboren (WIMAN 1946: 9; SLIJPER 1962: 101; KLINGEL 1988: 76). Dagegen ist bei den ebenfalls aquatisch lebenden, jedoch auf dem Land gebärenden Pinnipeden keine vorherrschende Geburtslage zu beobachten (HARRISON 1969: 333).

Die Ursachen für das Zustandekommen der Schwanzendlage bei den Cetaceen ist ausführlich von NAAKTGEBOREN (1962) und SLIJPER (1966) diskutiert worden. Sie nahmen an, daß hierfür in erster Linie die gegenüber den terrestrisch lebenden Tieren veränderten Proportionen verantwortlich sind. Dies betrifft vor allem die Reduktion des Beckens und der. Hinterextremitäten, wodurch der Körperschwerpunkt der Embryonen weiter craniad verschoben wird. Dadurch würde schließlich der schwerere Vorderkörper an die tiefste Stelle des Uterus, die an der Bauchseite der Muttertiere liegt, rutschen. Bei den terrestrisch lebenden Tieren läge hier der schwerere Hinterkörper. Diese Proportionsänderungen treffen zwar in hohem Maße auch auf die Ichthyosaurier zu, jedoch liegen bei diesen die schweren Vorderkörper der Embryonen nicht an der tiefsten Stelle der Leibeshöhle der Muttertiere, sondern an der höchsten (Abb. 4). Hierfür können also nicht veränderte Gewichtsverhältnisse verantwortlich sein, sondern wohl nur die Raumverhältnisse innerhalb der Leibeshöhle. Dafür spricht auch die Tatsache, daß bei nur einem Embryo pro Muttertier keine vorherrschende Geburtslage festzustellen ist. Wäre die Orientierung der Embryonen von deren Schwerpunktslage abhängig, hätte sich auch in diesen Fällen die gleiche Orientierung einstellen müssen. War die Orientierung der Embryonen dagegen von den Raumverhältnissen abhängig, spielte sie bei nur einem einzelnen Embryo keine Rolle, da in diesem Fall genügend Platz zur Verfügung stand.

Ein weiteres Problem im Zusammenhang mit der Orientierung der Embryonen ist das Einsetzen der Atmung der Neugeborenen (NAAKTGEBOREN 1962; SLIJPER 1966). Bei uniparen Landsäugetieren ist die Kopfendlage von großem Vorteil, weil bei dem Neugeborenen die Atmung bereits einsetzen kann, auch wenn die Geburt noch nicht vollkommen abgeschlossen ist. Bei Steißendlagen besteht dagegen die Gefahr des Erstickens. Dieses Problem besteht bei im Wasser gebärenden Tieren dagegen nicht, weil der Geburtsvorgang auf jeden Fall abgeschlossen sein muß, bevor das Junge an die Wasseroberfläche schwimmen kann, um seinen ersten Atmenzug zu tun. Die Geburtslage ist dabei also ohne Bedeutung. Von Vorteil bei der Geburt im Wasser ist sicherlich, daß alle aquatisch lebenden Säugetiere längere Zeit ohne Lungenatmung auskommen können, was auch für die im Wasser lebenden Reptilien zutrifft (BELLAIRES 1972: 313).

Die Schwanzendlage der Ichthyosaurier-Embryonen steht also nicht im Gegensatz zur Geburtslage vergleichbarer anderer Tiere.

5.2.2. Anzahl der Embryonen pro Muttertier

OTTOW (1950) nahm an, daß aus räumlichen Gründen nicht mehr als zwei Embryonen pro Uterus gleichzeitig möglich gewesen wären, die über vier hinausgehenden Individuen daher gefressen sein müßten. Diese Ansicht konnte in den vorangehenden Kapiteln bereits widerlegt werden. Es sind auch bei keinem Fund mit mehr als vier kleinen Skeletten in der Leibeshöhle deutliche Unterschiede in deren Erhaltung, Orientierung oder Lage zu erkennen, was aber bei einer unterschiedlichen Deutung der kleinen Skelette der Fall sein müßte.

Aber auch eine weitere Überlegung spricht gegen die These OTTOWS. Es sind insgesamt 44 Skelette mit zusammen ca. 143 kleinen Individuen bekannt. Betrachtet man je Muttertier maximal vier Individuen als Embryonen (insgesamt 99), die darüber hinausgehende Anzahl aber als gefressene Jungtiere (insgesamt 44), dann beträgt die durchschnittliche Embryonenzahl 2,2 bei wahrscheinlich höchstens einer Fortpflanzungsperiode pro Jahr. Außerdem würde dies bedeuten, daß die Muttertiere die gefährlichsten Feinde der eigenen Jungtiere gewesen wären (SEHRWALD 1913: 543). Da außerdem nachgewiesen ist, daß auch andere Ichthyosaurier den Jungtieren nachstellten (BÖTTCHER 1989), ist es äußerst fraglich, ob ein bis vier Junge je Muttertier und Jahr ausgereicht hätten, den Bestand der Art zu gewährleisten.

Auch das Argument OTTOWS, daß die Embryonenzahl gering gewesen sein müßte, damit „eine Ausbildung möglichst kräftig entwickelter Jungen“ möglich wurde, ist nicht stichhaltig. Zum Vergleich wies er auf die Cetaceen hin, bei denen im allgemeinen nur ein einziges Junges geboren wird (OTTOW 1950: 33). Bei aller Ähnlichkeit in der Lebensweise sind Wale und Ichthyosaurier in dieser Beziehung aber überhaupt nicht vergleichbar. Denn die Uniparität der Cetaceen ist keine Anpassung an das Leben im Wasser, da sie auch bei Landsäugetieren weit verbreitet ist. Sie kommt besonders bei den in Herden lebenden, weidenden Tieren vor, bei denen die Jungen ebenfalls voll entwickelt geboren werden, damit sie dem Muttertier, von dem sie noch längere Zeit abhängig sind, möglichst bald nach der Geburt folgen können (SLIJPER 1936: 461).

Reptilien betreiben dagegen höchstens über einen kürzeren Zeitraum Brutpflege, die Jungen aller Arten müssen daher sofort nach dem Schlüpfen beziehungsweise der Geburt selbständig lebensfähig sein. Der einzige kritische Zeitraum, den die Ichthyosaurier im Gegensatz zu den terrestrisch lebenden Reptilien zu überstehen hatten, war der zwischen Geburt und erstem Atemzug. Das Verhalten aber, nach oben, zum Hellen hin zu schwimmen, um den ersten Atemzug zu tun, war mit Sicherheit angeboren, und die Entfernung, die dabei zurückzulegen war, war sicherlich sehr gering, denn die Geburt wird nahe der Wasseroberfläche stattgefunden haben. Die aquatische Lebensweise stellte also keine höheren Anforderungen an die Jungtiere als bei terrestrisch lebenden Reptilien, sie war also kein Anlaß, außergewöhnlich große Junge zu entwickeln. Die Jungen sind zwar relativ groß, das Größenverhältnis von Muttertieren zu Embryonen liegt aber durchaus im Bereich des bei Reptilien Üblichen (Abb. 7).

Weder anatomische Gegebenheiten noch die aquatische Lebensweise sprechen also dagegen, daß es den Ichthyosauriern möglich gewesen wäre, gleichzeitig mehr als vier Junge auszutragen.

Die maximale Embryonenzahl hat unabhängig von der Größe der Muttertiere etwa zehn betragen (Abb. 5). Die bei rezenten Reptilien zu beobachtende Zunahme der Nachkommen mit zunehmendem Alter der Muttertiere (BELLAIRES 1971: 505) ist bei *Stenopterygius* also nicht zu beobachten, die durchschnittliche Embryonenzahl ist vielmehr in allen Altersklassen ähnlich. Es konnte sogar bereits unmittelbar nach Eintritt der Geschlechtsreife, die bei einer Skelettlänge von etwa zwei Metern erreicht wurde, die maximale Embryonenzahl erreicht werden (SMNS 52036).

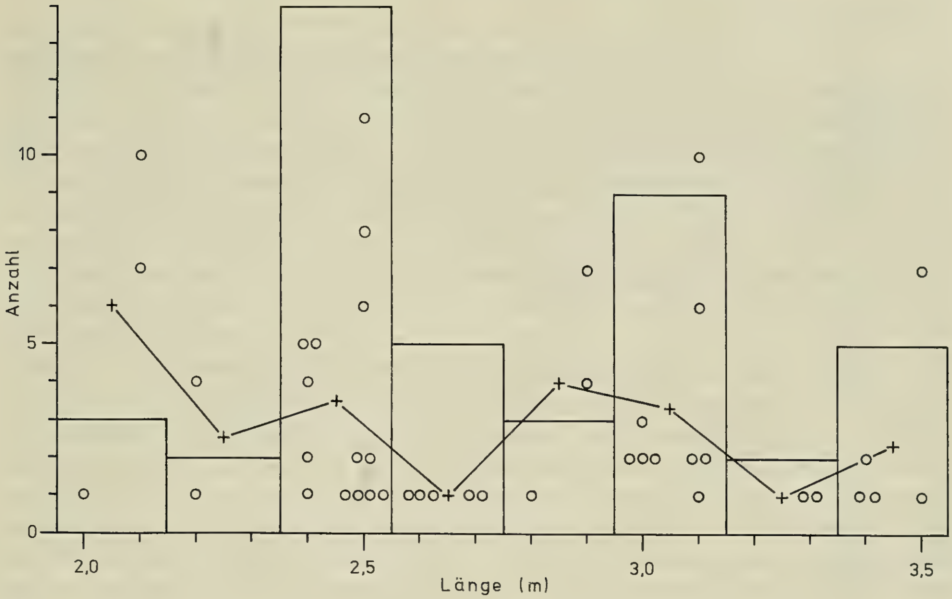


Abb. 5. Verhältnis von Länge der *Stenopterygius*-Muttertiere zur Anzahl der jeweiligen Embryonen (o). Dargestellt sind ferner die Anzahl der Muttertiere pro Größenklasse (Histogramm) sowie die durchschnittliche Embryonenzahl je Größenklasse (+).

Wahrscheinlich war die Embryonenzahl einiger Individuen ursprünglich höher, als sie fossil überliefert ist, das heißt, daß einige Jungtiere bereits geboren waren, als deren Muttertier mit den übrigen im Leib starb. Eine weitere Möglichkeit ist, daß Embryonen beim Entweichen der Fäulnisgase aus der Leibeshöhle (s. o.) so weit nach außerhalb verlagert worden sind, daß sie bei der Bergung oder der Präparation des Fundes übersehen wurden. Hinweise hierauf geben Exemplare, bei denen nur einzelne kleine Skelettpartien der Embryonen erhalten sind (s. S. 30), oder andere Funde, bei denen einzelne Teile der Embryonen weit verlagert worden sind (Taf. 7, Fig. 2). Die durchschnittliche Embryonenzahl von 3,3 die sich aus allen bisher bekannten Funden ergibt, ist daher als Minimum zu betrachten.

5.2.3. Größe der Embryonen

Die Größe der meisten Embryonen schwankt zwischen 52 und ca. 85 cm Gesamtlänge bzw. 17 und ca. 28 cm Schädellänge (Abb. 6). Auch die Mehrzahl der nicht meßbaren Skelette liegt in diesem Größenbereich, wie sich aus dem Durchmesser einzelner Wirbel und der Größe isolierter Schädelelemente schließen läßt. Da das kleinste isoliert gefundene Jungtier von *Stenopterygius* ebenfalls in diesem Größenbereich liegt (Abb. 6), kann man davon ausgehen, daß es sich bei diesen Embryonen um kurz vor der Geburt stehende Individuen handelt.

Der größte Embryo ist vermutlich derjenige des Stuttgarter Skeletts Nr. 56823 (Taf. 4, Fig. 4; Abb. 6, Nr. 37). Seine genaue Länge läßt sich nicht messen, da die Schnauzenspitze von Rippen und das Schwanzende von der Wirbelsäule des Muttertieres verdeckt sind. Sichtbar sind 25 cm des Schädels und 40 cm der Wirbelsäule.

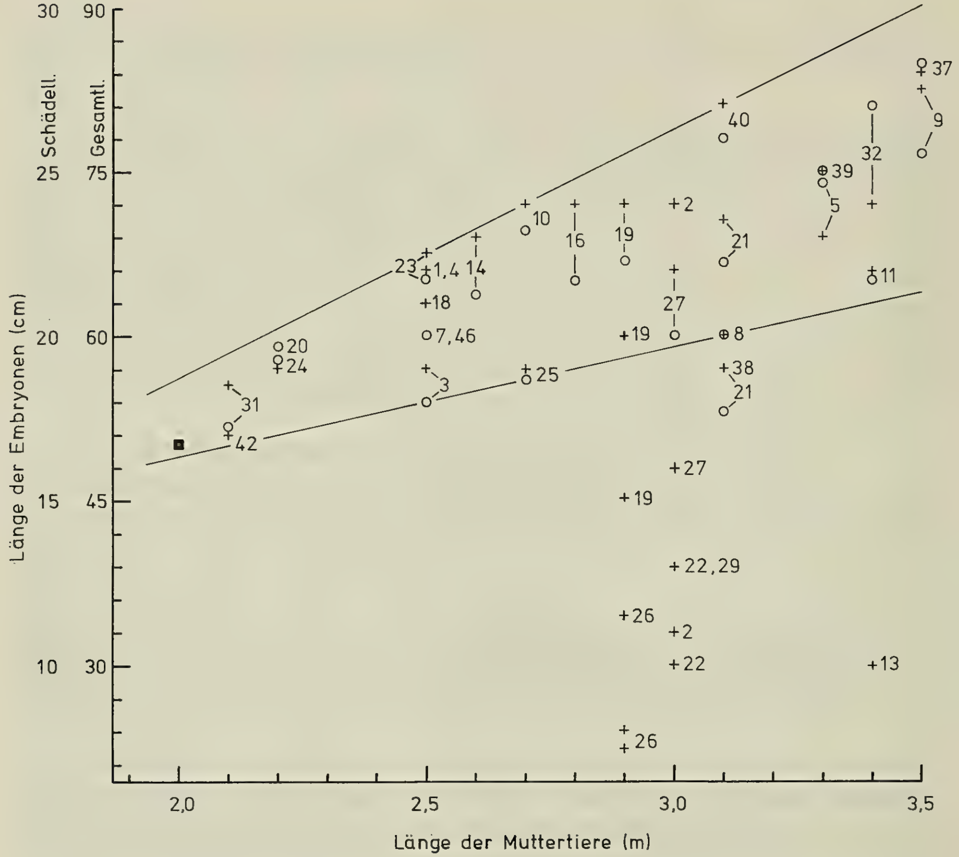


Abb. 6. Verhältnis von Länge der Muttertiere zu Länge der Embryonen bei *Stenopterygius.* Um auch die zahlreichen unvollständigen Embryonenfunde in das Diagramm mit aufnehmen zu können, wurden die Schädellängen (+) den Gesamtlängen (o) im Verhältnis 1:3 gegenübergestellt. Das Verhältnis liegt bei vollständigen Skeletten von Embryonen und Jungtieren zwischen 1:2,8 und 1:3,4. Im Bereich zwischen den beiden Geraden entspricht die Länge der Embryonen vermutlich etwa der Geburtslänge. Die Nummern entsprechen der Numerierung in Tab. 1. ■ = kleinstes, bereits geborenes Jungtier (SMNS 12821).

Zum Schädel können maximal 5 cm hinzukommen, da die Schnauzenspitze eine Kluft, die 5 cm vor dem sichtbaren Schnauzenende verläuft, nicht erreicht, wie am Querbruch eindeutig zu erkennen ist. Zur sichtbaren Wirbelsäulenlänge kommen noch einige Zentimeter bis zum Schwanzknick hinzu, da der Bereich mit der stets vorhandenen deutlichen Größenreduktion der Wirbel vor dem Knick bereits nicht mehr freiliegt, sowie weitere ca. 13 cm für den unteren Schwanzlappen. Die Gesamtlänge des Embryos dürfte daher etwa 85 cm betragen. Da auch dieses Skelett in der typischen embryonalen Position liegt und deutlich vom Mageninhalt getrennt ist, kann es sich auch hier nur um einen Embryo handeln. Das gleiche gilt für zwei weitere relativ große Exemplare (Taf. 2, Fig. 1 und 3; Abb. 6, Nr. 32, 40). Bei dem Holzmadener Fund mit ca. sieben kleinen Individuen liegen zwei sehr große Skelette (Abb. 6, Nr. 9) gerade ausgestreckt parallel zueinander außerhalb des Muttertieres hinter deren Becken (Taf. 7, Fig. 1). Diese zwei liegen noch so weit im Verband, daß es sich nur um verlagerte Embryonen handeln kann (s. o.).

Brancas (1908a: 17) Bemerkungen zu diesen größeren Embryonen waren widersprüchlich. Einerseits „spricht eine bedeutendere Größe eines Jungen weder für die eine noch für die andere Deutung“ (Embryo oder gefressenes Jungtier). Andererseits „würde das Vorhandensein eines ungewöhnlich großen Jungen . . . Verdachtsgründe darbieten, welche für ein Gefressensein sprechen könnten“. Und auch „wenn viele große Junge sich im Innern eines alten Exemplares finden, dann entsteht doch die Frage, ob hier nicht etwa, ganz oder zum Teil, gefressene Exemplare vorliegen könnten“. Wie gezeigt wurde, handelt es sich jedoch auch bei diesen eindeutig um Embryonen.

Außer diesen geburtsreifen Embryonen gibt es noch eine Gruppe deutlich kleinerer Skelette, deren Schädellängen im Bereich von 7 bis 16 cm liegen (Abb. 6). Die Gesamtlänge dieser Individuen läßt sich wegen ihrer unvollständigen Erhaltung nicht messen, sie dürfte etwa 17 bis 40 cm betragen haben, sie waren also noch nicht voll entwickelt. Das gleiche trifft auch auf den sehr kleinen Embryo des *Ichthyosaurus*-Skeletts aus dem englischen unteren Unterjura zu, dessen Schädel nur 4 cm lang ist (Woodward 1906: 443). Fast alle diese kleinen Individuen liegen sehr weit hinten in den Leibeshöhlen oder bereits außerhalb, weshalb bereits Pearce (1846) darauf hingewiesen hatte, daß eine Deutung als gefressene Jungtiere nicht in Betracht kommt. Wären die Tiere gefressen worden, hätten sie den gesamten Verdauungstrakt passieren müssen, um in diese Position zu gelangen. Dies wäre jedoch nicht möglich gewesen, ohne daß die Skelette disartikuliert worden wären und zumindest die zarteren Knochen, wie z. B. die Rippen, von der Magensäure aufgelöst worden wären.

Eine andere Frage ist, wie es sich mit unterschiedlich großen Individuen innerhalb eines großen Tieres verhält. Branca (1908a) hat sehr eingehend das Berliner Skelett mit zwei Embryonen diskutiert (Taf. 4, Fig. 5; Abb. 6, Nr. 2). Eines seiner Argumente, warum er (wie auch Drevermann 1926 und Abel 1935: 304) das kleinere Individuum als gefressenes Jungtier betrachtete, war der erhebliche Größenunterschied der beiden Skelette (Branca 1908a: 23). Bezeichnenderweise liegt das kleine Skelett oberhalb des Mageninhalts. Wie bereits dargelegt, lagen die Uteri und damit auch die Embryonen immer oberhalb des Magen-Darm-Traktes, ein Hinweis darauf also, daß es sich bei dem kleinen Skelett auch um einen Embryo handeln könnte. Auch die gekrümmte Wirbelsäule ist in diesem Fall kein eindeutiger Hinweis auf ein gefressenes Jungtier. Wie bereits ausgeführt wurde, ist diese Lage geradezu typisch für derartig kleine Individuen, und zwar auch für solche Exemplare, die eindeutig nicht im Magen gelegen haben können. Während nun diese beiden Kriterien keine eindeutige Aussage erlauben, spricht die geringe Größe gegen eine Deutung als gefressenes Jungtier. Es hat eine Schädellänge von nur 11,2 cm (Branca 1908a: 21), während größere Embryonen oder gerade geborene Jungtiere Schädellängen von 17 cm oder mehr haben (Abb. 6). Das betreffende Junge des Berliner Skeletts ist also zu klein, um bereits geboren gewesen zu sein, aber nur dann hätte es auch gefressen werden können (Sehrwald 1913: 545). Branca (1908a: 17) erwähnte dieses Argument zwar ebenfalls, bezog sich dabei aber auf den sehr kleinen *Ichthyosaurus*-Embryo.

Das New Yorker Skelett, das ebenfalls unterschiedlich große Individuen enthält (Taf. 7, Fig. 2; Abb. 6, Nr. 19), deutete er genau umgekehrt wie das Berliner Skelett (Branca 1908a: 28). Das kleinste Individuum sei „auf jeden Fall ein Embryo“, von den größeren könnten manche oder gar alle gefressen sein. Da von den größeren zwei noch in ihrer ursprünglichen Lage parallel zur Wirbelsäule des Muttertieres liegen, handelt es sich ebenfalls um Embryonen. Auch hier sind also Größenunterschiede innerhalb der Embryonen eines Muttertieres festzustellen.

Das gleiche gilt auch für das Salzburger und zwei Stuttgarter Skelette (Abb. 6, Nr. 21, 26, 27). Für das Salzburger Exemplar wurde bereits nachgewiesen, daß es sich um Embryonen handelt (S. 14), wobei das kleinere Individuum wahrscheinlich noch nicht geburtsreif war. Beim SMNS 16811 (Taf. 5, Fig. 3) liegen drei Skelette in der typischen Lage parallel neben der Wirbelsäule in der caudalen Hälfte der Leibeshöhle. Die beiden kleineren haben Schädellängen von ca. 16 cm, das größere eine solche von ca. 22 cm. Der zweite Fund (SMNS 10460; Taf. 1, Fig. 3) zeigt zwei sehr kleine Skelette außerhalb der Leibeshöhle, zwei weitere größere, jedoch ebenfalls noch nicht geburtsreife Embryonen liegen noch zwischen den Rippen des Muttertieres in der caudalen Hälfte der Leibeshöhle. Die Schädellängen betragen 7,5 cm, 8,0 cm und 11,5 cm, der vierte Schädel ist nicht vermeßbar, aber vermutlich ebenfalls etwa 11 cm lang. Auch hier muß es sich in allen Fällen wegen der Lage und der geringen Größe um Embryonen handeln.

Branca (1908a: 16–17) hat die Embryonen der zwei Stuttgarter Skelette Nr. 6293 und Nr. 10460 (Nr. 9 und 10 bei Branca) zum Teil verwechselt. Die Schädellängenangaben auf S. 16 beziehen sich auf Nr. 10 und nicht auf Nr. 9, wie er schrieb. Die Maße weichen etwas von den von mir gemessenen Werten ab. Auf S. 17 vermischte er sogar beide Funde. Er erwähnte wieder für Nr. 9 die Maße der drei kleinen Embryonen von Nr. 10 zusammen mit 17 cm für ein viertes, außerhalb liegendes Skelett. Dieses gehört als einziges wirklich zu Nr. 9. Damit ist aber auch seine Schlußfolgerung, daß es sich bei dem vierten Skelett wegen der von den übrigen dreien stark abweichenden Größe um das Junge eines anderen Muttertieres handeln könnte, hinfällig, denn die vier Jungen von Nr. 9 (Taf. 5, Fig. 4) haben alle die gleiche Größe.

Da auch von rezenten, viviparen Reptilien eine unterschiedliche Entwicklungsgeschwindigkeit der Embryonen bekannt ist (Bellaires 1971: 525), ist eine unterschiedliche Größe von Skeletten, die innerhalb derselben Leibeshöhle liegen, kein Argument gegen ihre Deutung als Embryonen (Neumayer 1929: 506). Bei dem sehr kleinen Berliner Individuum ist auch in Erwägung zu ziehen, daß es sich um eine abgestorbene, möglicherweise mumifizierte Frucht handeln könnte. Diese Erscheinung ist zumindest von Säugetieren (Haustieren) recht gut bekannt (Richter & Götze 1950: 91). Bei multiparen Säugetieren scheinen bevorzugt diejenigen Embryonen abzusterben, die (wie bei dem Berliner Exemplar) an den Uterusenden liegen (Schilling 1952: 272). Auch wenn man hier mit einem Vergleich von Säugetieren und Reptilien vorsichtig sein sollte, könnte dies doch immerhin ein weiterer Hinweis auf einen abgestorbenen Embryo sein.

In den letzten Jahren ist mehrfach der Versuch unternommen worden, das Verhältnis Adultlänge zu Geburtslänge bzw. Schlüpflänge bei Reptilien in Formeln zu fassen. Currie & Carroll (1984) entwickelten eine solche anhand der Maße rezenter Echsen und Krokodile. Ihre Gleichung „Verhältnis Adultlänge zu Schlüpflänge = 2,7 + 3,3 × (Adultlänge in mm)$^{-1}$" enthält anscheinend einen Dimensionsfehler, auf den bereits Benton & Kirkpatrick (1989: 347) hingewiesen haben. Jedoch scheint auch die von diesen durchgeführte Berichtigung von „Adultlänge in mm" in „Adultlänge in m" falsch zu sein. Currie & Carroll (1984) gingen bei ihrer Berechnung der Schlüpflänge von *Thadeosaurus* aus dem Perm Madagaskars von einer Adultlänge von 200 mm aus und kamen zu einem Ergebnis von 4,3 für das Verhältnis Adultlänge zu Schlüpflänge. Um dieses Ergebnis zu erreichen, müßte die

Formel „2,7 + 330 × (Adultlänge in mm)$^{-1}$“ lauten. Wendet man diese Gleichung bei *Stenopterygius* an, kommt man bei einer Länge des Muttertieres von 2,0 m auf eine Länge des Neugeborenen von 62 cm, was relativ gut mit den tatsächlichen Maßen übereinstimmt. Bei größeren Muttertieren ergeben sich jedoch zu große Werte (Abb. 7). Für die Berechnung wurden die Gesamtlängen von *Stenopterygius* im Verhältnis 1:0,56 (adult) und 1:0,62 (juvenil) auf Kopf-Rumpf-Längen reduziert, da die Gleichung von CURRIE & CARROLL (1984) für diese Längen errechnet worden ist.

Wie auch immer die korrekte Form der Gleichung von CURRIE & CARROLL aussehen mag, ein grundlegender Fehler in ihren Überlegungen besteht darin, daß die Größenverhältnisse zwischen adulten und gerade geborenen bzw. geschlüpften Tieren in den verschiedenen Reptilgruppen so unterschiedlich sind, daß sie nicht in einer gemeinsamen Formel zusammengefaßt werden können. ANDREWS (1982) hat daher die entsprechenden Werte getrennt für die einzelnen Gruppen zusammengestellt, wobei die genannten Unterschiede recht deutlich zum Ausdruck kommen (Abb. 7; ANDREWS 1982: Abb. 4). Diese Unterschiede haben ihre Ursache in unter-

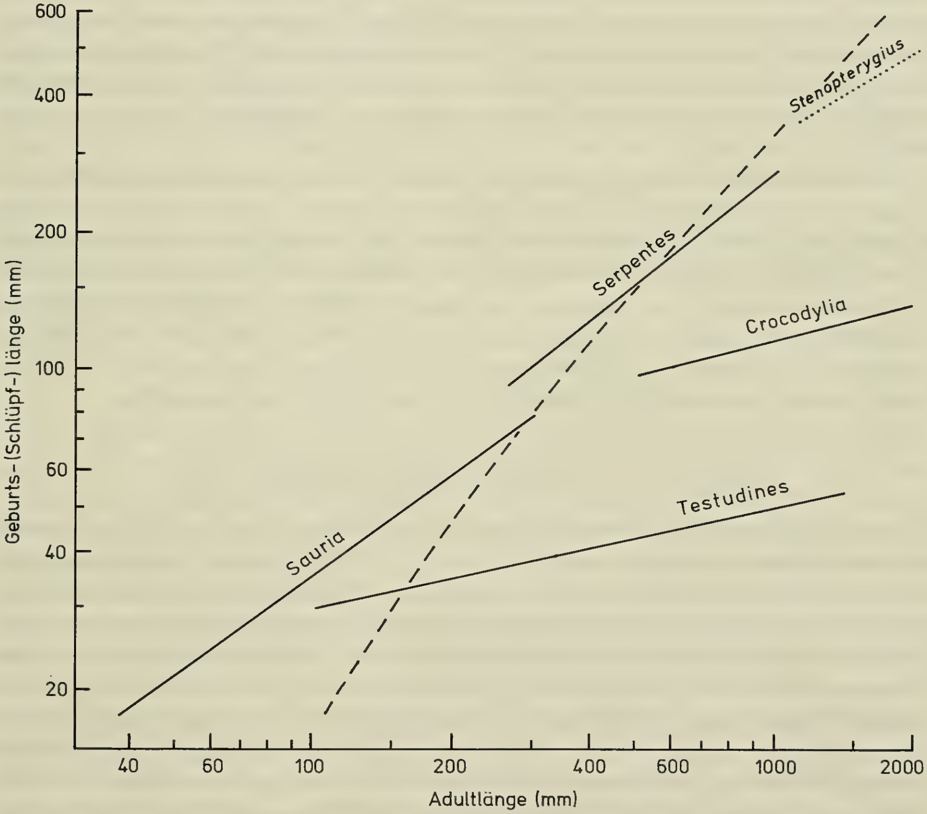


Abb. 7. Verhältnis von Adultlänge zu Schlüpf- (Geburts-)länge bei Reptilien. Durchgezogene Linien: für rezente Reptilien nach ANDREWS (1982); gestrichelte Linie: gemeinsam für rezente Sauria und Crocodylia nach der berichtigten Formel (s. Text) von CURRIE & CARROLL (1984); für *Stenopterygius* nach vorliegender Arbeit. Da ANDREWS und CURRIE & CARROLL Kopf- Rumpf-Längen verwandten, wurden die Gesamtlängen von *Stenopterygius* aus Abb. 6 im Verhältnis 1:0,56 (adult) und 1:0,62 (juvenil) reduziert.

schiedlichen Fortpflanzungsstrategien der verschiedenen Gruppen. Bei Krokodilen und Schildkröten nimmt mit zunehmendem Alter der Tiere die Gelegegröße stark zu, die Größe der schlüpfenden Jungen dagegen kaum. Bei den übrigen Reptilien ist eine weniger starke Zunahme der Gelegegröße zu beobachten, dafür nimmt aber die Größe der Jungen stärker zu (Andrews 1982). Zu dieser zweiten Gruppe gehören die Ichthyosaurier, da sich bei ihnen die Anzahl der Embryonen kaum verändert (Abb. 5), wohl aber deren Größe (Abb. 6). Über 75 cm lange Jungtiere kommen nur in über drei Meter langen Muttertieren vor. Die Größenzunahme ist allerdings nicht direkt proportional, denn die größeren Muttertiere haben relativ etwas kleinere Junge. Die relative Länge der Embryonen nimmt von 25 bis 29% auf 19 bis 25% der Länge der jeweiligen Muttertiere ab. Entsprechendes ist auch bei rezenten Reptilien zu beobachten (Andrews 1982: 281).

Wie die Zusammenstellung von Andrews (1982: Abb. 4) zeigt, ist auch innerhalb der rezenten Ordnungen das Längenverhältnis von adulten zu schlüpfenden Tieren sehr großen Schwankungen unterworfen. Die Ursachen hierfür sind unter anderem wahrscheinlich in ökologischen Faktoren zu suchen (Andrews 1982: 280). Es ist daher selbst bei rezenten Reptilien nur mit großen Unsicherheiten möglich, anhand der Adultlänge die voraussichtliche Größe eines schlüpfenden Tieres zu berechnen. Diese Unsicherheit kommt also noch hinzu, wenn man für ein beliebiges fossiles Reptil, das einer ausgestorbenen Gruppe angehört, die Größe der Jungen berechnen will.

Es sollte daher auf derartige Berechnungen bei fossilen Reptilien ganz und gar verzichtet werden (außer bei heute noch lebenden Gruppen), auch wenn die Formel von Currie & Carroll (1984) im vorliegenden Fall zufällig zu einem teilweise korrekten Ergebnis geführt hat. Lediglich für Ichthyosaurier liegen durch die hier beschriebenen Funde von *Stenopterygius* konkrete Werte vor, die vermutlich auch auf andere Gattungen übertragbar sind. Da alle Ichthyosaurier unter sehr ähnlichen ökologischen Bedingungen gelebt haben, fallen alle jene Faktoren fort, die bei den Landreptilien die unterschiedlichen Größen der Jungen mit verursachen.

5.2.4. Unvollständig erhaltene Embryonen

Etwas problematisch in ihrer Deutung sind diejenigen Skelette, die nur wenige Knochen kleiner Individuen enthalten (s. S. 9). Wegen ihrer Unvollständigkeit könnte man bei diesen Funden am ehesten vermuten, daß es sich um Fraßreste handelt. Jedoch sprechen auch hier im Einzelfall einige Gesichtspunkte dagegen.

Im Beckenbereich zweier Skelette (Konstanz und SMNS 51948) liegen isolierte Schwanzwirbelsäulen, bei denen sogar noch die winzigen Wirbel der Schwanzspitzen erhalten sind. Diese können unmöglich unbeschadet den gesamten Verdauungstrakt der großen Tiere passiert haben. Eine recht ähnliche Erscheinung ist bei SMNS 52036 zu beobachten (Abb. 2). Auch hier liegt eine isolierte Schwanzspitze exakt in der gleichen Position wie bei dem Konstanzer Fund, nur mit dem Unterschied, daß das zugehörige Skelett noch in der Leibeshöhle des Muttertieres liegt. Das gleiche gilt für das Bad Boller Skelett, bei dem die Wirbelsäulen der Schwanzspitzen beider Embryonen außerhalb der Leibeshöhle noch im Verband liegen, während die zugehörigen Skelette innerhalb der Leibeshöhle relativ stark disartikuliert sind (Taf. 4, Fig. 3). Auch bei anderen Skeletten ist ähnliches zu beobachten, wenn auch nicht so deutlich ausgeprägt.

Die postmortale Abtrennung der Schwanzflosse vom Körper ist also eine Erscheinung, die bei den Embryonen offensichtlich häufiger auftrat. Wahrscheinlich wurde sie durch das Entweichen von Fäulnisgasen durch die Kloake des Muttertieres zu einem frühen Zeitpunkt der Gasbildung verursacht. Die Hauptentgasung durch die aufreißende Wand der Leibeshöhle, bei der auch die Embryonen verlagert werden konnten, erfolgte erst zu einem späteren Zeitpunkt. Möglicherweise wurden bei dieser Gelegenheit auch die zu den isolierten Schwanzwirbelsäulen gehörenden Skelette so weit nach außerhalb verlagert, daß sie bei der Bergung oder der Präparation der Funde übersehen wurden.

Bei SMNS 54816 liegen einige kleine Wirbel entlang der Wirbelsäule des großen Individuums oberhalb von dessen Mageninhalt, Elemente einer Flosse deutlich weiter caudad ebenfalls unterhalb der Wirbelsäule des großen Tieres (Böttcher 1989: Abb. 16). Die isolierten Skelettelemente liegen also genau in der Position, in der sie bei einem Embryo liegen müßten. Es bleibt jedoch die Frage, wo die restlichen Teile des Skeletts geblieben sind. Möglicherweise liegen sie unter der Wirbelsäule des großen Individuums.

Da Ichthyosaurier aufgrund ihrer Bezahnung wahrscheinlich nicht in der Lage waren, ihre Beute vor dem Verschlingen zu zerteilen, müßten auch bei gefressenen Jungtieren deren vollständige Skelette in den Leibeshöhlen liegen. Selbst wenn sie in der Lage gewesen wären, die Knochen mit ihrer Magensäure zumindest teilweise aufzulösen, müßten die massivsten Skelettelemente, die Rumpfwirbel, erhalten geblieben sein. Gerade diese fehlen jedoch bei allen nur partiell erhaltenen Embryonen.

Es spricht also einiges dafür, daß es sich bei der unvollständigen Erhaltung der kleinen Skelette um ein stratinomisches Problem handelt. Auf keinen Fall ist es ein Hinweis auf gefressene Jungtiere.

5.3. Gefressene Jungtiere

Fast alle Autoren, die sich zur Embryonenfrage der Ichthyosaurier geäußert haben, waren der Ansicht, daß es sich zumindest bei einem kleineren Teil der Funde um gefressene Jungtiere handeln müßte. Diese Behauptung wurde jedoch nur bei einem einzigen Fund ausführlicher begründet, und zwar bei dem Berliner Skelett mit zwei Embryonen (Branca 1908a). Wie bereits dargelegt, ist dieses Individuum jedoch zu klein, um bereits geboren gewesen zu sein, es konnte daher auch nicht gefressen werden. Alle anderen von den verschiedenen Autoren angeführten Argumente sind mehr allgemeiner Natur und beziehen sich auf keinen speziellen Skelettfund. Sie wurden bereits in den vorhergehenden Kapiteln erörtert, wobei festgestellt wurde, daß keines von ihnen als stichhaltiger Beweis dafür gelten kann, daß Ichthyosaurier Junge ihrer eigenen Art gefressen haben.

Nun wäre es aber durchaus nicht überraschend, wenn doch fossile Belege dafür gefunden würden, denn zumindest von rezenten Krokodilen ist bekannt, daß sie auch Junge ihrer eigenen Art verfolgen. Es stellt sich daher die Frage, wie ein Skelettfund mit gefressenen Jungtieren aussehen müßte.

Stenopterygius war aufgrund der Bezahnung, die bei *S. quadriscissus* sogar völlig reduziert sein konnte, nicht in der Lage, seine Beute vor dem Verschlingen zu zerteilen (Massare 1987: 124). Das bedeutet, daß *Stenopterygius*, wenn überhaupt, nur vollständige Jungtiere gefressen haben kann.

In welcher Lage verschluckte Beute im Magen liegt, hängt sicherlich von der Gestalt des Magens ab. Eine gestreckte Lage ist nur möglich bei einfach gebauten, röhrenförmigen und langen, U-förmigen oder mit einem langen Blindsack versehenen Mägen, wie sie vor allem bei Fischen, aber auch bei manchen Reptilien ausgebildet sind (PERNKOPF & LEHNER 1937). Die Blindsäcke oder die Schenkel der U-förmigen Mägen können so lang sein, daß auch sehr große Beute vollkommen gerade ausgestreckt im Magen liegen kann (ABEL 1935: 307; WEILER 1934; BISHOP 1975: Abb. 13.8B). In diesen Fällen liegen Mageninhalt und Darminhalt etwa in gleicher Höhe parallel nebeneinander, was bei Fossilfunden zu Mißdeutungen des Mageninhalts führen kann (NYBELIN 1958). Wie die häufig erhalten gebliebenen Mageninhalte der Ichthyosaurier zeigen, besaßen diese jedoch wahrscheinlich einen komplizierter gebauten, mehrkammrigen Magen, der in der vorderen Hälfte der Leibeshöhle lag (Abb. 4). Die erste Kammer dieses Magens, die man auch als Blindsack bezeichnen könnte, war bedeutend kürzer als bei Fischen. Da sich die unverdaubaren Bestandteile der Nahrung sicherlich im caudalen Teil des Blindsacks sammelten, ist die maximale Länge von Magen und Oesophagus bekannt. Sie beträgt bei einem 2,8 m langen Tier etwa 50 cm (BÖTTCHER 1989: Abb. 17).

Soeben geborene *Stenopterygius*-Junge besitzen jedoch Körperlängen von mehr als 50 cm, so daß sie unmöglich vollkommen gerade ausgestreckt im Magen liegen können. Sie hätten vielmehr bereits während des Verschlingens im Magen zusammengerollt werden müssen, damit sie überhaupt vollständig verschluckt werden konnten. Von Krokodilen ist andererseits bekannt, daß zu lange Beute, die nicht vollständig verschluckt werden kann, zunächst in Magen und Oesophagus liegt und erst nach erfolgter Verdauung des im Magen befindlichen Teils nachrutscht (GRZIMEK 1971:138). Wollte man dies auf *Stenopterygius* übertragen, wären Funde zu erwarten, denen noch ein unverdautes Jungtier in der Kehle steckt. Es wäre den Tieren dann aber nicht möglich gewesen, mehrere Jungtiere gleichzeitig zu verschlingen, wie dies von verschiedenen Autoren vermutet wurde.

Wie stark die Beutereste im Magen zusammengedrückt werden konnten, zeigen die dicht komprimierten Häkchenverballungen in den Mägen der Ichthyosaurier (BÖTTCHER 1989). Auch die Speiballen rezenter Reptilien belegen dies (PETZOLD 1959). Das von KELLER (1977) als Speiballen gedeutete, kugelig zusammengerollte Skelett eines *Stenopterygius* zeigt, wie gefressene Skelette im Magen liegen müßten. Als Verursacher kommt in diesem Fall nur der sehr große Ichthyosaurier *Leptopterygius burgundiae* in Betracht. Einen fast identischen Fund eines zusammengerollten Fisches aus dem Weißjura Bayerns beschrieb JANICKE (1970). In beiden Fällen handelt es sich nicht um Speiballen, sondern eher um erbrochenen Mageninhalt, denn die Skelette liegen noch so gut im Verband, daß die Weichteile höchstens angedaut gewesen sein können. Auch derartige Erscheinungen sind von rezenten Reptilien bekannt (PETZOLD 1967). Die Skelette gefressener Ichthyosaurier müßten also gekrümmt im Magen liegen, was jedoch von *Stenopterygius* bisher durch keinen Fund belegt ist.

Es erscheint auch fraglich, ob der Magen von *Stenopterygius* in der Lage war, eine derartig sperrige Beute mit gut verknöchertem Skelett und mindestens 20 cm langem Schädel mit Hilfe der Peristaltik in dieser Weise zu verformen. Die bevorzugte Nahrung der Ichthyosaurier war nämlich ganz anders beschaffen. Sie bestand in erster Linie aus Cephalopoden, und zwar aus Belemnoteuthida und Phragmoteuthida. Falls auch Belemnitida gefressen worden sind, muß diesen vorher das Rostrum abgebissen worden sein, da es bisher niemals im Mageninhalt gefunden worden ist (BÖTTCHER 1989). Diese Tiere waren vermutlich nicht länger als 30 cm (Belemnitida ohne Rostrum), wobei noch ein beträchtlicher Teil auf die weichen, biegsamen Fangarme entfiel. Auch die Fische, die nur sehr selten gefressen worden sind, waren kaum länger als 20 cm (*Pholidophorus* und kleine *Dapedium*-Arten). Diese Beute konnte also im Gegensatz zu *Stenopterygius*-Jungtieren ohne weiteres im Ganzen verschlungen und dann durch die Peristaltik des Magens verformt werden.

Im Magen wird die Nahrung im allgemeinen durch die Magensäfte sehr bald so weit aufgelöst, daß ein flüssiger Brei entsteht, ein Prozess, der sich übrigens auch noch einige Zeit nach dem Tod des Tieres fortsetzen kann (SEHRWALD 1913: 544). Erst diese verflüssigte Nahrung kann den Pylorus passieren, um dann im Darm weiter aufgeschlossen und resorbiert zu werden. Unverdaubare Bestandteile, wie z. B. die aus einer chitinartigen Substanz bestehenden Fanghäkchen der Cephalopoden (Onychiten), wurden von Ichthyosauriern offensichtlich im Magen zurückgehalten, kleinere Knochen wohl auch von den Magensäften aufgelöst (BÖTTCHER 1989). Es war daher unmöglich, daß vollständige, artikulierte Skelette in den Darm gelangten, am Fossil also hinter dem Magen liegen. Damit wird auch eine Überlegung OTTOWS (1950: 37) hinfällig, mit der er die Orientierung der kleinen Individuen erklären wollte. Er überlegte, „ob nicht die häufige Lage der Jungtiere mit ihrem Schwanzende beckenwärts darauf beruhen könnte, daß die gefressenen Jungtiere, einerlei wie sie verschlungen wurden, ihr relativ bewegliches Schwanzende vorausgehen lassen, wenn sie von der Peristaltik des Verdauungskanals erfaßt werden". Dies war aus den dargelegten Gründen unmöglich. Auch das größere Individuum des Skeletts SMNS 16811, das mit dem Schädel caudad orientiert liegt, kann aus diesen Gründen kein gefressenes Jungtier sein, wie dies MCGOWAN (1979: 112) annahm.

Der sicherste Hinweis auf gefressene Jungtiere wäre, wenn die Skelettreste innerhalb des übrigen Mageninhalts lägen (DREVERMANN 1926). Ein solcher Fall könnte bei dem Londoner Exemplar vorliegen, bei dem ein kleiner Schädel von Mageninhalt verdeckt wird (WOODWARD 1906; Taf. 6, Fig. 2). Jedoch liegt auch dieser Schädel genau in dem Bereich der Leibeshöhle, in dem auch bei anderen Skeletten die Embryonen liegen (z. B. Taf. 6, Fig. 3). Außerdem ist dieses Skelett von der Oberseite her präpariert, man sieht also ausnahmsweise die Fundsituation von oben, nicht wie sonst üblich von unten. Da der Mageninhalt daher über dem kleinen Schädel liegt, und außerdem weiter craniad noch mehr Mageninhalt vorhanden ist, kann man wohl davon ausgehen, daß ein Teil des Mageninhalts verlagert worden ist.

Es existiert demnach bisher kein einziger Fund, der belegt, daß *Stenopterygius* Junge seiner eigenen Art gefressen hat, und es ist sogar fraglich, ob er dazu überhaupt in der Lage war. Bei Krokodilen, die in erster Linie immer als Beispiel für den Kannibalismus der Reptilien genannt werden, sind die Jungen im Verhältnis zu den Alttieren bedeutend kleiner (Abb. 7). Dies ist sicherlich eine der Ursache dafür, daß die Jungtiere so häufig von ihren Artgenossen und anderen Feinden gefressen werden. Die großen Verluste unter den jungen Krokodilen werden jedoch durch die größere Nachkommenzahl kompensiert, so daß auch hier das Überleben der Arten gesichert ist.

6. Schlußfolgerungen

Anhand der zahlreichen Funde von *Stenopterygius*-Skeletten mit Embryonen lassen sich Rückschlüsse auf deren Anatomie sowie auf die Größe, Anzahl und Lage geburtsreifer Embryonen ziehen. So müssen die beiden Uteri etwas versetzt nebeneinander beiderseits dicht unterhalb der Wirbelsäule gelegen haben. Bei Trächtigkeit konnte sich der vordere (rechte?) Uterus bis in Höhe des Schultergürtels des Muttertieres ausdehnen, wobei er den weit craniad liegenden Magen überlagerte. Die Lage des Magens ist am Fossil durch eine Ansammlung von Cephalopoden-Fanghäkchen oder durch weißliche bis gelbliche Ausblühungen (oder beides) erkennbar. Die Zahl der Embryonen pro Muttertier kann bis zu elf betragen. Die Schädel sind bei Multiparität von wenigen Ausnahmen abgesehen craniad orientiert, bei Uniparität ist keine Orientierung vorherrschend. Die Embryonen lagen zumindest ab einer Gesamtlänge von etwa 30 cm gestreckt in den Uteri. Sie hatten eine Geburtslänge von etwa 50 bis 85 cm, je nach Größe der Muttertiere.

Hieraus ergeben sich für Fossilfunde die folgenden Schlußfolgerungen für die Deutung kleiner Skelette in den Leibeshöhlen größerer Individuen:

Embryonen liegen gerade ausgestreckt, parallel zur Wirbelsäule der Muttertiere im dorsalen Teil der Leibeshöhle; bei mehreren Embryonen kann die hintere Hälfte der Leibeshöhle von ihnen ausgefüllt sein, in der vorderen Hälfte liegen sie jedoch ausschließlich im dorsalen Teil oberhalb des Mageninhalts, wobei die Schnauzenspitzen meist auf einen Punkt zulaufen. Bei ungestörter Einbettung kann eine Unterteilung in zwei Gruppen erkennbar sein, wobei die Schädel der hinteren Gruppe etwa eine Schädellänge hinter den Schädeln der vorderen Gruppe liegen. Die Schwanzspitzen können isoliert, aber kaum disartikuliert, im Beckenbereich oder sogar hinter diesem liegen. Beim Aufreißen der Leibeshöhle der Muttertiere durch Fäulnisgasbildung konnten die Embryonen als vollständige Individuen oder bereits mehr oder weniger zerfallen aus dem Körper heraus verlagert werden.

Mit großer Wahrscheinlichkeit war es *Stenopterygius* wegen der Kürze von Oesophagus und Magen nicht möglich, Beute von der Größe gerade geborener Jungtiere zu verschlucken. Falls dies doch möglich gewesen sein sollte, müßten gefressene Jungtiere durch folgende Merkmale von Embryonen zu unterscheiden sein:

Gefressene Jungtiere müssen länger sein als 50 cm, da nur bereits geborene Jungtiere auch gefressen werden konnten. Ihre Skelette müssen gekrümmt oder disartikuliert im Mageninhalt (Verballung von Cephalopoden-Fanghäkchen) oder im Bereich des ehemaligen Magens liegen, das heißt in der vorderen Hälfte der Leibeshöhle. Sie können auf keinen Fall als artikulierte Skelette hinter dem Mageninhalt liegen.

Bei der Überprüfung aller bisher bekannten Funde ergab sich, daß es sich offensichtlich in allen Fällen um Embryonen handelt. Lediglich bei vollständig disartikulierten Skeletten (Muttertier und Embryonen) war es nicht möglich, eine sichere Entscheidung zu treffen, wenngleich es sich auch bei diesen höchstwahrscheinlich um Embryonen handeln dürfte.

7. Literatur

Abel, O. (1912): Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere. 708 S., 470 Abb.; Stuttgart (Schweizerbart).

– (1935): Vorzeitliche Lebensspuren. 664 S., 530 Abb.; Jena (G. Fischer).

– (1939): Das Reich der Tiere. Tiere der Vorzeit in ihrem Lebensraum. 336 S., 273 Abb., 16 Taf.; Berlin (Deutscher Verlag).

Andrews, R. M. (1982): Patterns of growth in reptiles. – Biol. Reptilia, **13**: 273–320, 10 Abb.; London.

Baranes, A. & Wendling, J. (1981): The early stages of development in *Carcharhinus plumbeus*. – J. Fish Biol., **18**: 159–175, 12 Abb.; London.

Bellaires, A. (1971): Die Reptilien. – Die Enzyklopädie der Natur, **11**: 391–767, Abb. 395–774; Lausanne.

– (1972): Die Reptilien. – Die Enzyklopädie der Natur, **10**: 132–336, Abb. 122–364; Lausanne.

Benton, M. J. & Kirkpatrick, R. (1989): Heterochrony in a fossil reptile: Juveniles of the rhynchosaur *Scaphonyx fischeri* from the Late Triassic of Brazil. – Palaentology, **32**: 335–353, 13 Abb., 2 Tab.; London.

Bishop, G. A. (1975): Traces of predation. – *In*: Frey, R. W. (Hrsg.): The study of trace fossils: 261–281, 9 Abb.; Berlin (Springer).

Böttcher, R. (1989): Über die Nahrung eines *Leptopterygius* (Ichthyosauria, Reptilia) aus dem süddeutschen Posidonienschiefer (Unterer Jura) mit Bemerkungen über den Magen der Ichthyosaurier. – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **155**: 19 S., 19 Abb.; Stuttgart.

Branca, W. (1908): Sind alle im Innern von Ichthyosauren liegenden Jungen ausnahmslos Embryonen? – Abh. k. preuß. Akad. Wiss., phys.-math. Cl., **1907**: 34 S., 2 Abb., 1 Taf.; Berlin. – [1908 a]

– (1908): Nachtrag zur Embryonenfrage bei Ichthyosaurus. – Sitzungsber. k. preuß. Akad. Wiss., phys.-math. Cl., **1908**: 392–396; Berlin. – [1908 b]

Bronn, H. G. (1844): Nachträgliche Beobachtungen an Ichthyosauren. – N. Jb. Min., Geogn., Geol. Petrefaktenk., **1844**: 676–679; Stuttgart.

– (1849): Auszug aus: J. C. Pearce: Notiz über einen vermuthlichen Embryo in der Bekken-Höhle eines *Ichthyosaurus* ? *communis* (Ann. Mag. nat. hist. 1846, **XVII**, 44). – N. Jb. Min., Geogn., Geol. Petrefaktenk., **1849**: 383; Stuttgart.

Bürgin, T., Rieppel, O. & Sander, M. (1989): Trias-Fossilien aus dem Ur-Mittelmeer. – Spektrum Wiss., **1989/8**: 110–119, 9 Abb.; Heidelberg.

Cate-Hoedemaker, N. J. Ten (1933): Beiträge zur Kenntnis der Plazentation bei Haien und Reptilien. – Z. Zellforsch. mikroskop. Anat., **18**: 299–345, 47 Abb.; Berlin.

Currie, P. J. & Carroll, R. L. (1984): Ontogenetic changes in the eosuchian reptile *Thadeosaurus*. – J. vert. Paleont., **4**: 68–84, 14 Abb., 1 Tab.; Lawrence/Kansas.

Dacqué, E. (1936): Versteinertes Leben. 132 S., 16 Abb., 48 Taf.; Berlin & Zürich (Atlantis).

Drevermann, F. (1926): Eine neue Ichthyosaura mit Jungem im Senckenberg-Museum. – Natur u. Museum, **56**: 181–186, 1 Abb., Taf. 15, Fig. 6, Taf. 16; Frankfurt a. M.

– (1931): Wie liegen bei lebendiggebärenden Fischen die Jungen im Mutterleib und in welcher Stellung werden sie geboren? – Natur u. Museum, **61**: 59–67, 3 Abb.; Frankfurt a. M.

Eck, H. (1898): Verzeichnis der mineralogischen, geognostischen, ur-, (vor-)geschichtlichen und balneographischen Literatur von Baden, Württemberg, Hohenzollern und einigen angrenzenden Gegenden. Nachträge und 2. Fortsetzung. 452 S.; Heidelberg (C. Winter).

Fraas, E. (1891): Die Ichthyosaurier der süddeutschen Trias- und Jura-Ablagerungen. 81 S., 14 Taf.; Tübingen (Laupp).

– (1911): Embryonaler *Ichthyosaurus* mit Hautbekleidung. – Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ., **67**: 480–487, 5 Abb.; Stuttgart.

Fraas, O. (1887): Die Geognostische Sammlung Württembergs im Erdgeschoß des Königl. Naturalien-Kabinets zu Stuttgart. Ein Führer für die Besucher derselben und zugleich ein Führer durch die geognostischen Schichten des Landes. 3. Aufl., 47 S.; Stuttgart (Schweizerbart).

GAUDRY, A. (1890): Les enchainements du monde animale dans le temps géologiques fossiles secondaires. 322 S., 403 Abb.; Paris (Savy).

GILBERT, P. W. & SCHLERNITZAUER, D. A. (1966): The placenta and gravid uterus of *Carcharhinus falciformis*. – Copeia, **1966**: 451–457, 7 Abb.; Washington, D. C.

GOODRICH, E. S. (1930): Studies on the structure & development of vertebrates. 837 S., 754 Abb.; London (MacMillan).

GRZIMEK, B. (1971): Das Nilkrokodil. – *In*: GRZIMEK, B. (Hrsg.): Grzimeks Tierleben, **6**: 135–147, 3 Abb.; Zürich (Kindler).

HARRISON, L. & WEEKES, H. C. (1925): On the occurence of placentation in the scincid lizard *Lygosoma entrecasteauxi*. – Proc. Lin. Soc. New South Wales, **50**: 470–486, 3 Abb., Taf. 47–49; Sydney.

HARRISON, R. J. (1969): Reproduction and reproductive organs. *In*: ANDERSEN, H. T. (Hrsg.): The biology of marin mammals: 252–348, 19 Abb., 4 Tab.; New York & London (Academic Press).

HAUFF, B. (1921): Untersuchungen der Fossilfundstätte von Holzmaden im Posidonienschiefer des Oberen Lias Württembergs. – Palaeontogr., **64**: 1–42, 2 Abb., 21 Taf.; Stuttgart.

– (1953): Das Holzmadenbuch. 56 S., 6 Abb., 80 Taf., 1 Beil.; Öhringen (Rau).

HÖLDER, H. (1977): Geschichte der Geologie und Paläontologie an der Universität Tübingen. – Contubernium, **20**: 87–292, Abb. 21–40; Tübingen.

HOFMANN, J. (1958): Einbettung und Zerfall der Ichthyosaurier im Lias von Holzmaden. – Meyniana, **6**: 10–55, 30 Abb., 10 Taf.; Kiel.

HUENE, F. v. (1922): Die Ichthyosaurier und ihre Zusammenhänge. 144 S., 22 Taf.; Berlin (Bornträger).

– (1931): Neue Studien über Ichthyosaurier aus Holzmaden. – Abh. Senckenb. naturforsch. Ges., **42**: 345–382, 2 Abb., 3 Taf.; Frankfurt a. M.

JÄGER, G. F. (1824): De Ichthyosauri sive Proteosauri fossilis speciminibus in agro Bollensi in Würtembergia repertis. 14 S., 2 Taf.; Stuttgardiae (Cotta).

– (1828): Über die fossilen Reptilien, welche in Würtemberg aufgefunden worden sind. 48 S., 6 Taf.; Stuttgart (Metzler).

– (1852): Ueber die Fortpflanzungsweise des Ichthyosaurus. – Gelehrte Anz., Bull. k. Akad. Wiss., **1851**: 33–36; München.

– (1856): Über eine neue Species von Ichthyosauren *(Ichthyosaurus longirostris* OWEN & JÄGER), nebst Bemerkungen über die übrigen in der Liasformation Würtembergs aufgefundenen Reptilien. – Nov. Act. Acad. Leopoldino-Carolinae, **25/2**: 937–967, Taf. 30; Leipzig.

JÄGER, M. (1985): Saurier und Seelilien. 36 S., 63 Abb., 3 Beil.; Konstanz (Seekreis-Verlag).

JANICKE, V. (1970): Ein *Strobilodus* als Speiballen im Solnhofener Plattenkalk (Tiefes Untertithon, Bayern). – N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **1970**: 61–64, 1 Abb.; Stuttgart.

JOHNSON, R. (1977): Size independent criteria for estimating relative age and the relationship among growth parameters in a group of fossil reptiles (Reptilia; Ichthyosauria). – Canadian J. Earth Sci., **14**: 1916–1924, 5 Abb.; Toronto.

KELLER, T. (1977): Fraßreste im süddeutschen Posidonienschiefer. – Jh. Ges. Naturk. Württ., **132**: 117–134, 6 Abb.; Stuttgart.

KLINGEL, H. (1988): Großflußpferde. – *In*: GRZIMEK, B. (Hrsg.): Grzimeks Enzyklopädie, Säugetiere, **5**: 64–79, 12 Abb.; München (Kindler).

KRAUSS, F. v. (1878): Bericht der zweiundreissigsten Generalversammlung den 24. Juni 1877 in Reutlingen. – Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ., **34**: 1–6; Stuttgart.

LIEPMANN, W. (1926): Leichengeburt bei Ichthyosauriern. Eine paläontologische Studie. – Sitzungsber. Heidelberger Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., **1926/6**: 11 S., 8 Abb., 1 Tab.; Berlin & Leipzig. – [1926a]

– (1926): Weltschöpfung und Weltanschauung. 243 S., 23 Abb.; Leipzig (Quelle & Meyer). – [1926b]

MASSARE, J. A. (1987): Tooth morphology and prey preference of Mesozoic marine reptiles. – J. vert. Paleont., **7**: 121–137, 16 Abb., 3 Tab.; Lawrence/Kansas.

McGOWAN, C. (1979): A revision of the Lower Jurassic ichthyosaurs of Germany with descriptions of two new species. – Palaeontogr., A, **166**: 93–135, 11 Abb., 3 Tab., 5 Taf.; Stuttgart.

NAAKTGEBOREN, C. (1962): Untersuchungen über die Geburt der Säugetiere. – Bijtr. Dierkd., **32**: 1–48, 25 Abb., 13 Tab.; Amsterdam.

NEUMAYER, L. (1929): Ein viviparer Fisch aus dem lithographischen Schiefer von Kehlheim. – Centralbl. Min., Geol., Paläont., B, **1929**: 499–507, 4 Abb.; Stuttgart.

NYBELIN, O. (1958): Über die angebliche Viviparität bei *Thrissops formosus* AGASSIZ. – Ark. Zool., Ser. 2, **11**: 447–455, 10 Abb.; Stockholm.

OSBORN, H. F. (1905): Ichthyosaurs. The evolution of fitnes in ichthyosaurs (Fossil wonders of the West). – Century Mag., **99**: 414–422, 6 Abb.; New York & London.

OTTOW, B. (1950): Zur Fortpflanzungsphysiologie der Ichthyosaurier. – Arkiv Zool., **1**: 31–42; Stockholm.

PARKER, T. J. (1882): On the gravid uterus of *Mustelus antarcticus.* – Trans. Proc. New Zealand Inst., **15**: 219–222, Taf. 30; Wellington.

PEARCE, J. C. (1846): Notice of what appears to be the embryo of an *Ichthyosaurus* in the pelvic cavity of *Ichthyosaurus* (*communis*?). – Ann. Mag. nat. Hist., **17**: 44–46; London.

PERNKOPF, E. & LEHNER, J. (1937): Vergleichende Beschreibungen des Vorderdarms bei den einzelnen Klassen der Cranioten. – *In*: BOLK, L., GÖPPERT, E., KALLIUS, E. & LUBOSCH, W. (Hrsg.): Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, **3**: 349–476, 140 Abb.; Berlin & Wien (Urban & Schwarzenberg).

PETZOLD, H.-G. (1959): Gewöllbildung bei Krokodilen. – Zool. Anz., **163**: 76–82, 3 Abb.; Leipzig.

– (1967): Notizen zur Gewöllbildung bei einem Bindenwaran (*Varanus salvator*) und einige allgemeine Bemerkungen über Reptiliengewölle. – Zool. Garten, **34**: 134–138, 2 Abb.; Leipzig.

QUENSTEDT, F. A. (1882–1885): Handbuch der Petrefaktenkunde. 3. Aufl., 1239 S., 443 Abb., Atlas mit 100 Taf.; Tübingen (Laupp).

RICHTER, J. & GÖTZE, R. (1950): Lehrbuch der Tiergeburtshilfe. 699 S., 465 Abb.; Berlin (Schoetz).

RIESS, J. (1986): Fortbewegungsweise, Schwimmbiophysik und Phylogenie der Ichthyosaurier. – Palaeontogr., A, **192**: 93–155, 48 Abb., 2 Taf.; Stuttgart.

SCHILLING, E. (1952): Studien zur Kausalität vorgeburtlicher Sterblichkeit. – Z. Tierzücht. Züchtungsbiol., **60**: 263–281, 4 Tab.; Berlin.

SEELEY, H. G. (1880): Report on the mode of reproduction of certain species of Ichthyosaurs from the Lias of England and Wurttemberg. – Rep. Brit. Ass. Adv. Sci., **50**: 68–76, 1 Taf.; London.

SEHRWALD, E. (1913): Waren die Ichthyosaurier Kannibalen? – Umschau, **17**: 541–546, 2 Abb.; Frankfurt a. M.

SIEBERER, K. (1920): Der *Ichthyosaurus quadriscissus* QU. im Stettiner Naturwissenschaftlichen Museum. – Abh. Ber. pommerschen naturforsch. Ges., **1**: 93–95; Stettin.

SLIJPER, E. J. (1936): Die Cetaceen, vergleichend-anatomisch und systematisch. Ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie des Blutgefäß-, Nerven- und Muskelsystems, sowie des Rumpfskeletts der Säugetiere, mit Studien über die Theorie des Aussterbens und der Foetalisation. – Capita Zool., **6–7**: 1–590, 558 Abb., 36 Tab.; 's-Gravenhage.

– (1962): Riesen des Meeres. Eine Biologie der Wale und Delphine. – Verständliche Wiss., **80**: 119 S., 80 Abb.; Berlin.

– (1966): Functional morphology of the reproductive system in Cetacea. – *In*: NORRIS, K. S. (Hrsg.): Whales, dolphins, and porpoises: 277–319, 21 Abb.; Berkeley & Los Angeles (University of California).

SMITH, C. L., RAND, C. S., SCHAEFFER, B. & ATZ, J. W. (1975): *Latimeria,* the living coelacanth, is ovoviviparus. – Science, **190**: 1105–1106, 2 Abb.; Washington, D. C.

SWINTON, W. E. (1929): Ichthyosaur embryos. – Nat. Hist. Mag., **2**: 8–12, 3 Abb.; London.

WATSON, D. M. S. (1927): The reproduction of the coelacanth fish, *Undina.* – Proc. zool. Soc. London, **1927**: 453–457, 2 Taf.; London.

WEEKES, H. C. (1929): On placentation in reptiles. No. 1. 1. *Denisonia superba* and *D. suta;* 2. *Lygosoma (Liolepisma) weekesae.* – Proc. Linn. Soc. New South Wales, **54**: 34–60, 16 Abb., Taf. 1–2; Sydney.

WEILER, W. (1934): Ein fossiler Cybiide mit Mageninhalt. – Palaeobiol., **6**: 17–24, 2 Abb.; Wien.

WERNER, Y. L. (1972): Observations on eggs of eublepharid lizards, with comments on the evolution of the Gekkonoidea. – Zool. Meded., **47**: 211–224, 1 Taf.; Leiden.
WIEDERSHEIM, R. (1909): Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. 7. Aufl., 935 S., 476 Abb., 1 Taf.; Jena (G. Fischer).
WIMAN, C. (1921): Über den Beckengürtel bei *Stenopterygius quadriscissus.* – Bull. geol. Inst. Uppsala, **18**: 19–32, 8 Abb., Taf. 5; Uppsala.
– (1946): Über Ichthyosaurier und Wale. – Senckenbergiana, **27**: 1–11, 3 Abb., 2 Tab.; Frankfurt a. M.
WOODFORD, A. O. (1965): Historical Geology. 512 S., 407 Abb., 35 Tab.; San Francisco & London (Freeman).
WOODWARD, A. S. (1906): On two specimens of *Ichthyosaurus* showing contained embryos. – Geol. Mag., (5) **3**: 443–444, Taf. 24; London.
WUNNENBERG, C. (1950): Zur Ausbildung des Posidonienschiefers in der Umgebung von Braunschweig mit besonderer Berücksichtigung der Fossilisation. – N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **1950**: 146–182, 8 Abb.; Stuttgart.
WURSTEMBERGER, A. R. C. v. (1876): Über Lias Epsilon. – Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ., **32**: 193–233; Stuttgart.
WUTTKE, M. (1983): Aktuopaläontologische Studien über den Zerfall von Wirbeltieren. Teil I: Anura. – Senckenbergiana lethaea, **64**: 529–560, 3 Abb., 3 Tab.; Frankfurt a. M.
ZIEGLER, B. (1975): Bericht des staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart 1974. – Jh. Ges. Naturk. Württ., **130**: 394–420, 4 Abb.; Stuttgart.

Anschrift des Verfassers

Dr. R. Böttcher, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1.

Tafel 1

Schematische Zeichnungen von *Stenopterygius*-Skeletten mit Embryonen aus dem Schwarzjura ε der Gegend von Holzmaden (ohne Maßstab).

Die Körperumrißlinien umfassen den Bereich, in dem Knochen der großen Individuen liegen.

Gerasterte Flächen: Bereiche, in denen Knochen (in erster Linie Wirbel) zerfallener kleiner Skelette liegen.

Schraffierte Flächen: Mageninhalt.

Fig. 1. Skelett mit zwei noch sehr kleinen Embryonen; Stettin (nach einem Foto aus „HAUFFS Album“ und LIEPMANN 1926b: Abb. 11; nach Auskunft von Prof. Dr. W. FILIPOWIAK, Szczecin (Stettin), ist der Fund wahrscheinlich während des Krieges verloren gegangen).

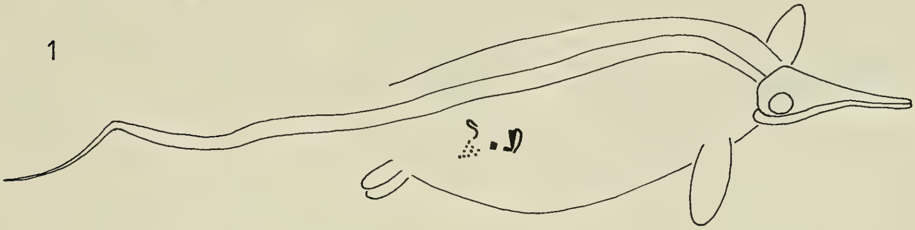
Fig. 2. Skelett mit zwei noch sehr kleinen Embryonen; beide sind geringfügig ventrad verlagert; Leipzig (nach einem zugesandten Foto).

Fig. 3. Skelett mit vier noch sehr kleinen Embryonen; die zwei größeren liegen noch in situ, die zwei kleineren sind durch die aufgeplatzte Leibeshöhle nach außen verlagert; auch die eine Hinterextremität des Muttertieres ist verlagert; Stuttgart, Inv.-Nr. 10460.

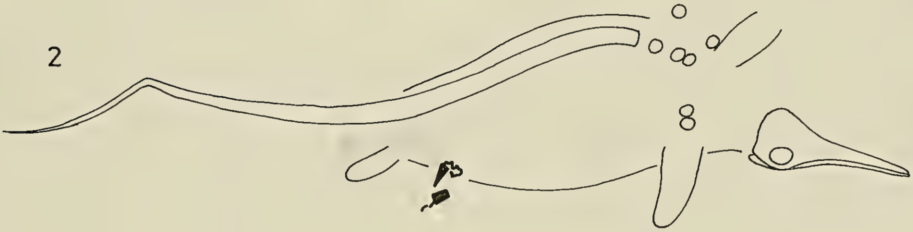
Fig. 4. Skelett mit einem (oder zwei, Auskunft A. HUNGERBÜHLER, Tübingen) noch relativ kleinen Embryo, der (oder die) durch den steigenden Druck der Fäulnisgase vermutlich durch den Geburtskanal nach außen gedrückt worden ist; Stuttgart, Inv.-Nr. 50963.

Fig. 5. Skelett mit einem außerhalb liegenden Embryo; Bonn.

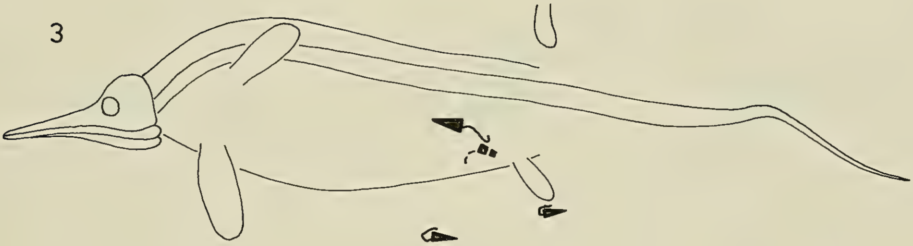
1



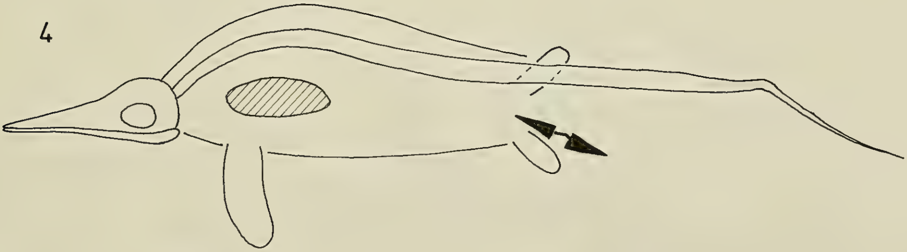
2



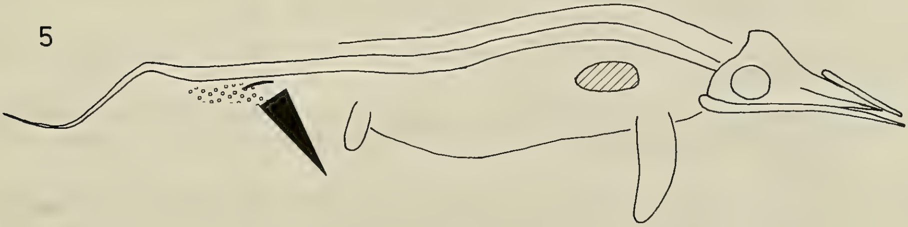
3



4



5



Tafel 2

(Allgemeine Erläuterungen s. Taf. 1)

Fig. 1. Skelett mit einem sehr großen Embryo; Stuttgart, Inv.-Nr. 53001.

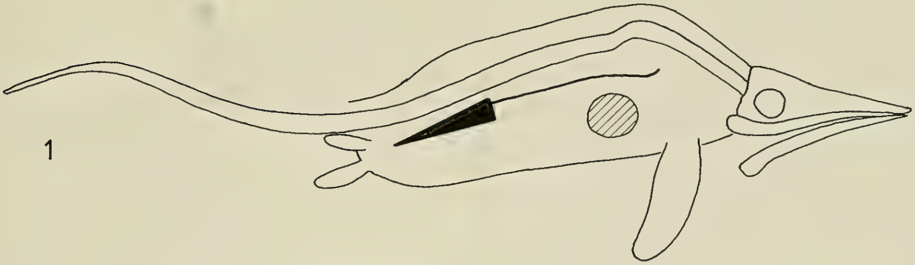
Fig. 2. Unvollständiges Skelett mit einem Embryo; ältester, noch heute erhaltener Fund eines Ichthyosaurierskeletts (von 1749); Stuttgart, Inv.-Nr. 2.

Fig. 3. Skelett mit einem Embryo; Tübingen, Inv.-Nr. Qu. 1858: 219 (nach Seeley 1880: Taf. 1, Fig. 2).

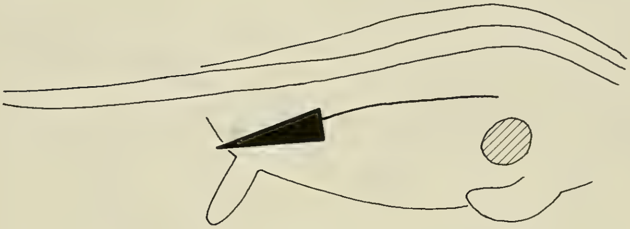
Fig. 4. Skelett mit einem Embryo; die Schwanzwirbelsäule des Embryos ist wahrscheinlich postmortal umgeknickt; Tübingen, Inv.-Nr. 1491/6 (nach Seeley 1880: Taf. 1, Fig. 3).

Fig. 5. Skelett mit einem Embryo, dessen Schädel schlecht erhalten ist; die Schwanzwirbelsäule des Embryos ist wahrscheinlich postmortal umgeknickt; Paris (nach einem zugesandten Foto, s. a. Gaudry 1890: Abb. 275).

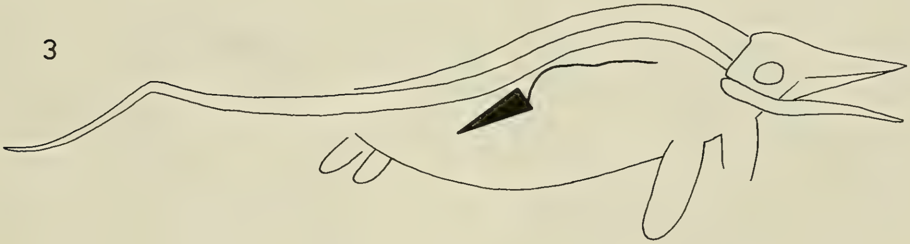
1



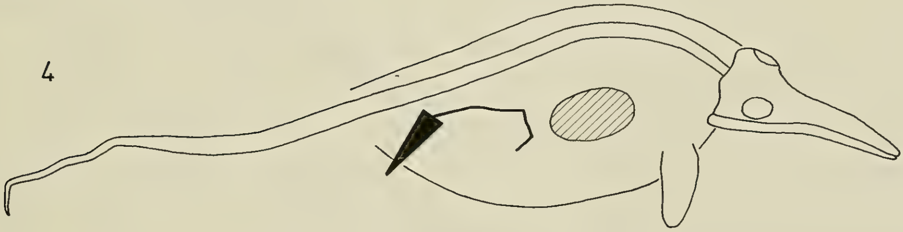
2



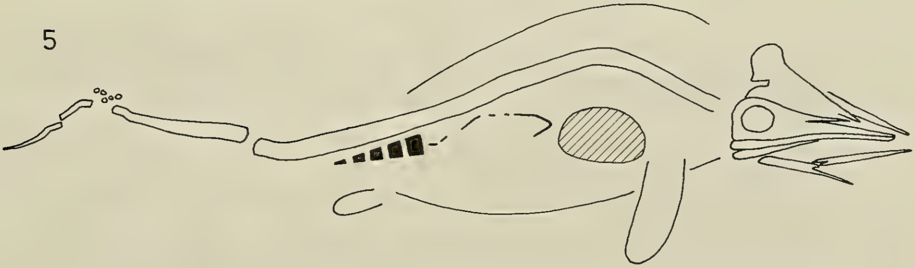
3



4



5



Tafel 3

(Allgemeine Erläuterungen s. Taf. 1)

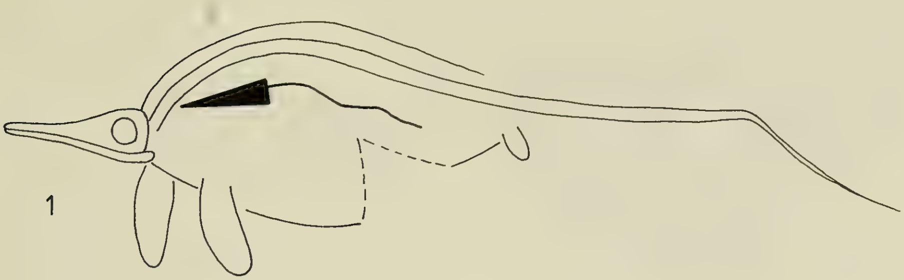
Fig. 1. Skelett mit einem Embryo. Die hintere Körperhälfte des Muttertieres (ab Becken) wurde gezeichnet, bevor die Präparation abgeschlossen war. Die Zeichnung kann daher in diesem Bereich etwas vom Original abweichen. Holzmaden.

Fig. 2. Skelett mit einem Embryo; der Schädel des Embryos ist nur undeutlich erhalten; Graz (nach einem Foto aus „Hauffs Album").

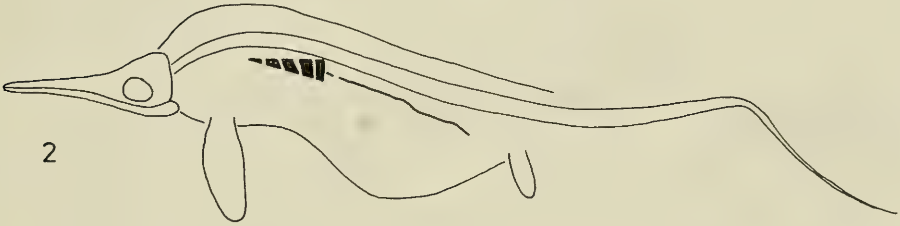
Fig. 3. Skelett mit einem Embryo; Leningrad (nach v. Huene 1931: Taf. 1, Fig. 3).

Fig. 4. Skelett mit einem Embryo; Kiel (nach Hauff 1953: Taf. 14a).

Fig. 5. Skelett mit einem Embryo; Frankfurt am Main (nach Drevermann 1926: Abb. 1).

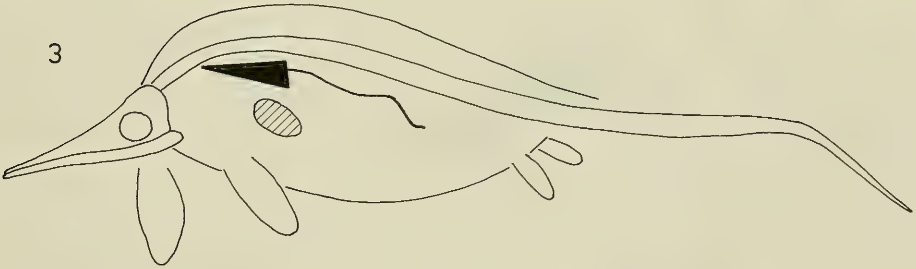


1

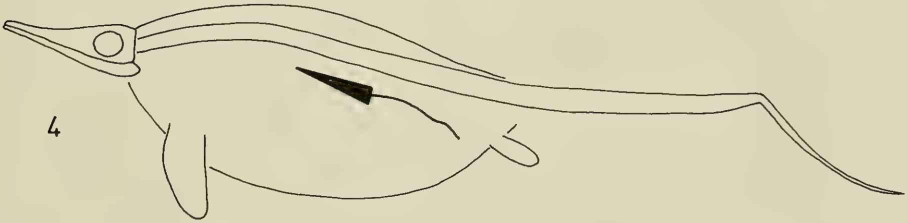


2

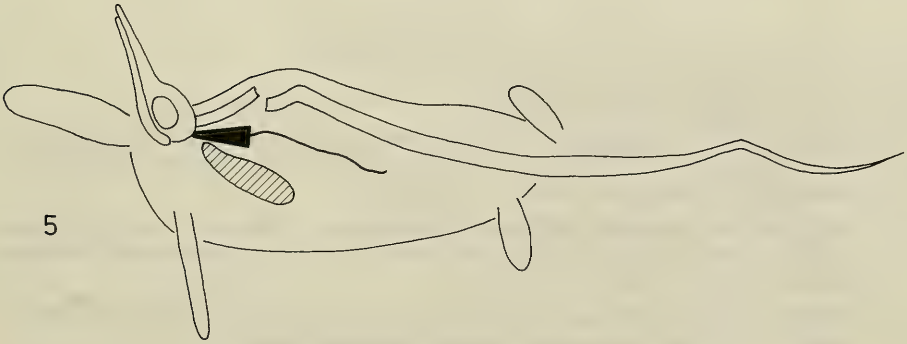
3



4



5



Tafel 4

(Allgemeine Erläuterungen s. Taf. 1)

Fig. 1. Skelett mit einem Embryo; Stuttgart, Inv.-Nr. 7402.

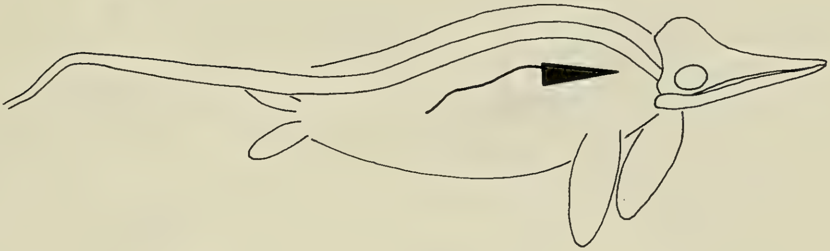
Fig. 2. Skelett mit einem Embryo; Madrid (nach einem zugesandten Foto).

Fig. 3. Skelett mit zwei Embryonen. Einer der Embryonen ist nahezu vollständig disartikuliert; unterhalb des Beckens des Muttertieres liegen isoliert die zwei Endstücke der Schwanzwirbelsäulen der Embryonen; Bad Boll.

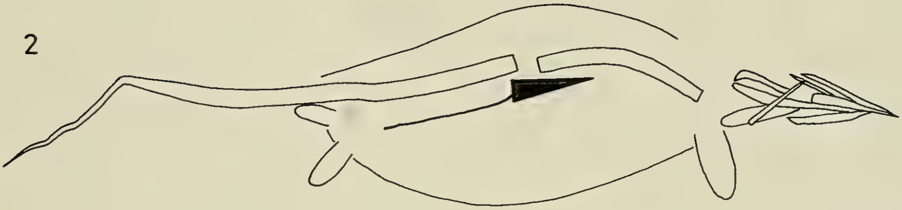
Fig. 4. Skelett mit dem vermutlich größten bisher gefundenen Embryo von ca. 85 cm Länge; das Schwanzende des Embryos ist unter der Wirbelsäule des Muttertieres verborgen; Stuttgart, Inv.-Nr. 56823.

Fig. 5. Skelett mit zwei sehr unterschiedlich großen Embryonen; Berlin (nach Branca 1908a: Taf. 1, Fig. 2 und einem Foto aus „Hauffs Album“).

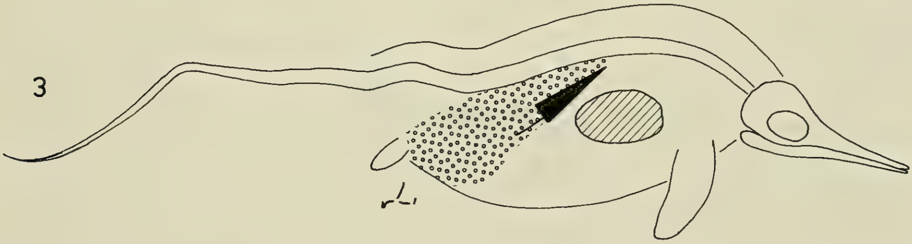
1



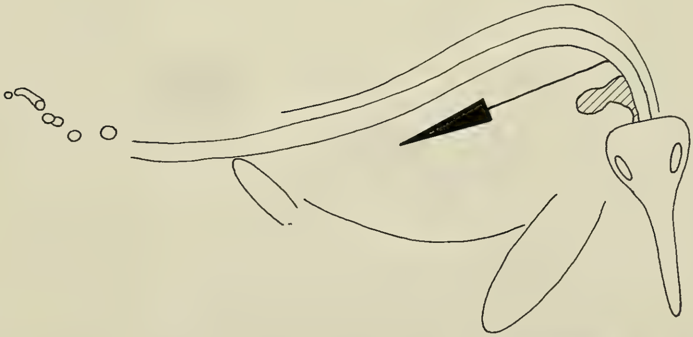
2



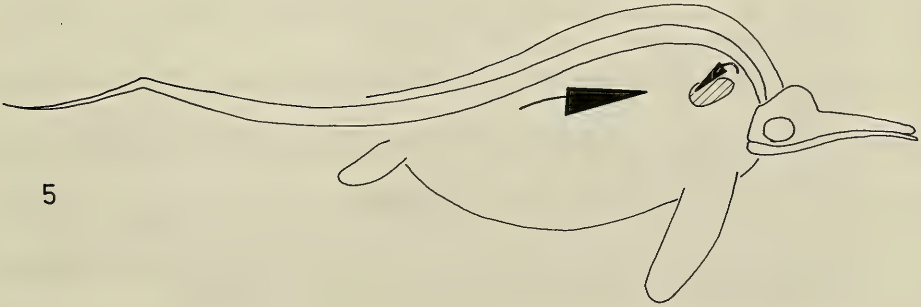
3



4



5



Tafel 5

(Allgemeine Erläuterungen s. Taf. 1)

Fig. 1. Skelett mit zwei innerhalb der Leibeshöhle verlagerten Embryonen; Tübingen, Inv.-Nr. 1491/1 (nach Hauff 1953: Taf. 14b).

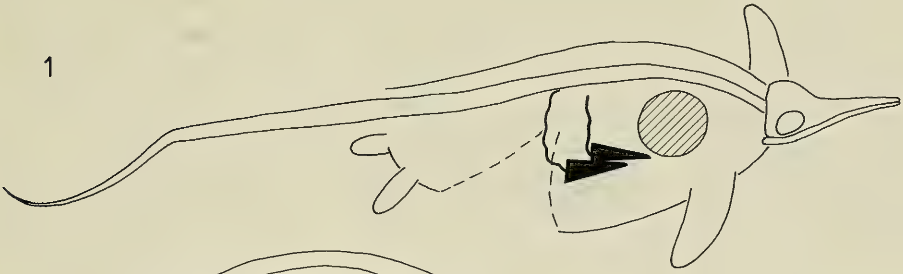
Fig. 2. Skelett mit zwei geringfügig innerhalb der Leibeshöhle verlagerten Embryonen; Salzburg.

Fig. 3. Skelett mit drei unterschiedlich großen Embryonen und erhaltenem Körperumriß; Stuttgart, Inv.-Nr. 16811.

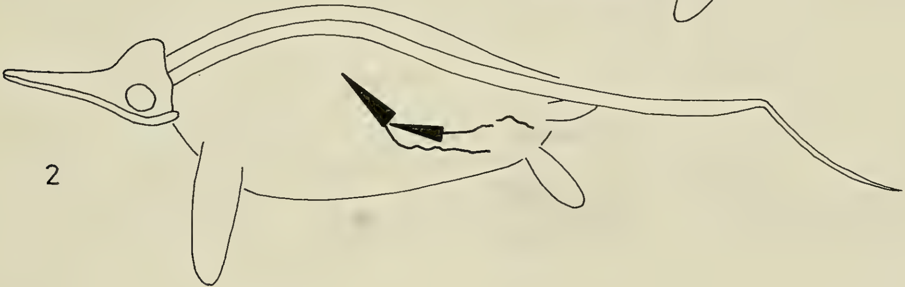
Fig. 4. Skelett mit drei Embryonen und einem Jungtier, das mit seiner Schnauze noch zwischen den Beckenknochen des Muttertieres steckt; Stuttgart, Inv.-Nr. 6293.

Fig. 5. Skelett mit ca. vier Embryonen, von denen zwei durch die aufgeplatzte Leibeshöhle nach außerhalb verlagert worden sind; Stuttgart, Inv.-Nr. 54064.

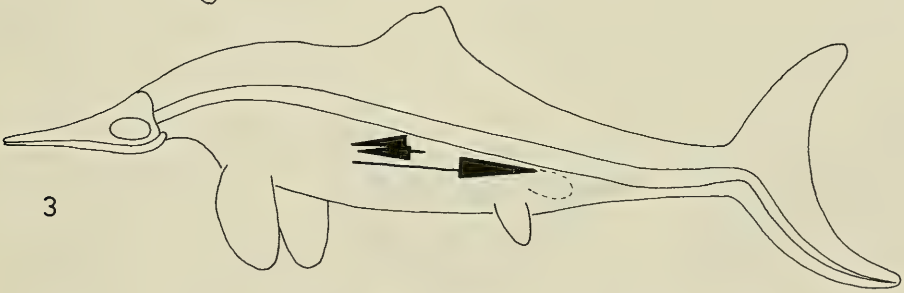
1



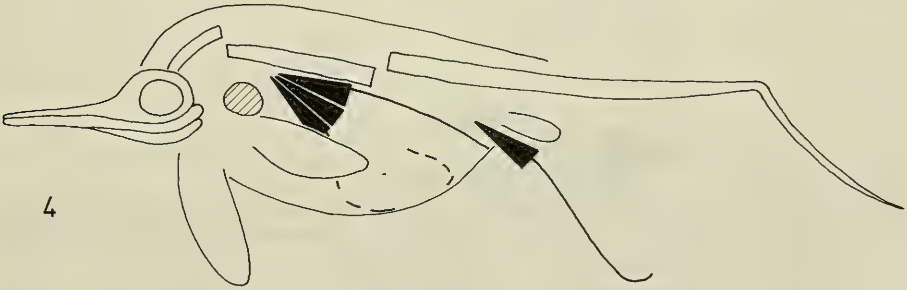
2



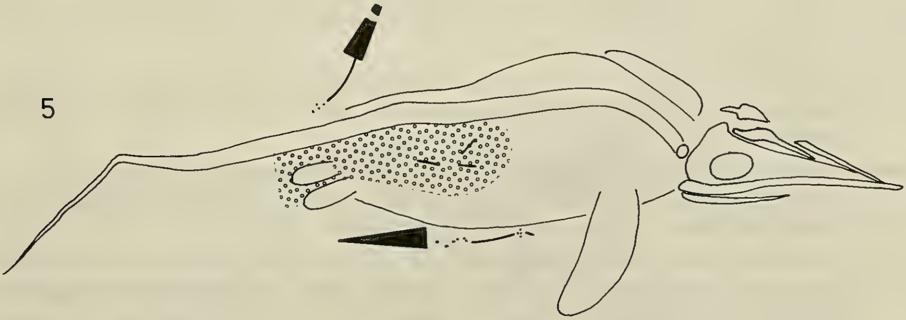
3



4



5



Tafel 6

(Allgemeine Erläuterungen s. Taf. 1)

Fig. 1. Skelett mit sechs Embryonen; ein Individuum entweder postmortal nach außerhalb verlagert oder unmittelbar nach seiner Geburt gemeinsam mit dem Muttertier verendet; Holzmaden (nach Hauff 1953: Taf. 16).

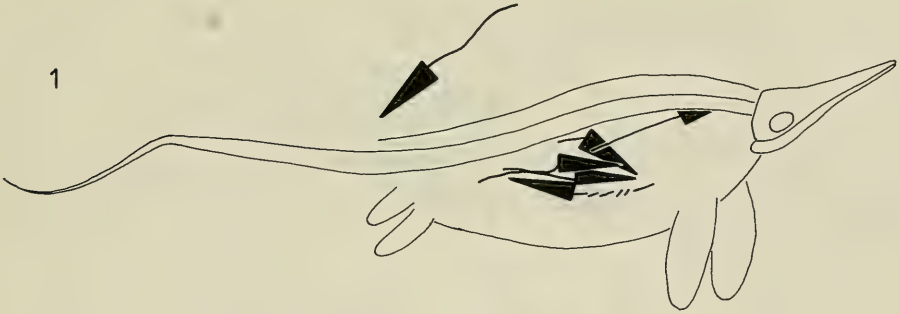
Fig. 2. Skelett mit sechs Embryonen; London (nach Swinton 1929: Abb. 2, 3 und nach einer Kopie der in Abb. 2 von Swinton zu sehenden Zeichnung mit Ergänzungen durch A. C. Milner, London).

Fig. 3. Skelett mit ca. acht Embryonen, von denen einer durch die aufgeplatzte Leibeshöhle nach außen verlagert ist; München, Inv.-Nr. 1960 I 36 (nach einem zugesandten Foto).

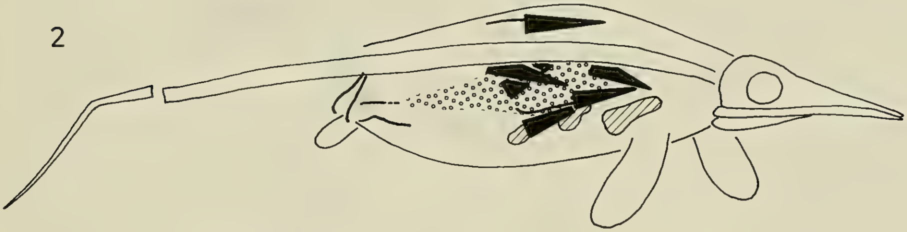
Fig. 4. Skelett mit ca. neun Embryonen in zwei deutlich getrennten, hintereinander liegenden Gruppen; München (im Krieg zerstört; nach einer im SMNS vorhandenen alten Fotoplatte, s. a. Dacqué 1936: Taf. 42, Abb. 108).

Fig. 5. Skelett mit zehn Embryonen in zwei deutlich getrennten, hintereinander liegenden Gruppen; einige isolierte Schwanzwirbelsäulen liegen im Beckenbereich des Muttertieres, drei Individuen sind durch die aufgeplatzte Leibeshöhle nach außen verlagert; Stuttgart, Inv.-Nr. 52036.

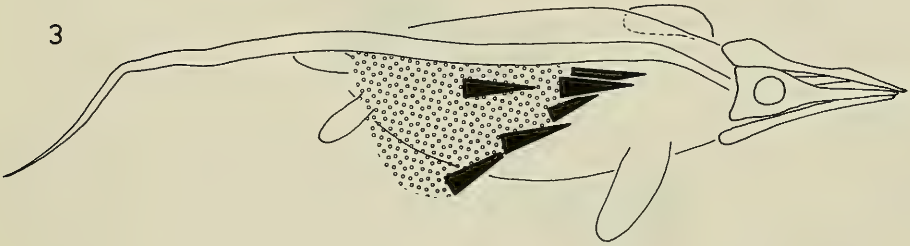
1



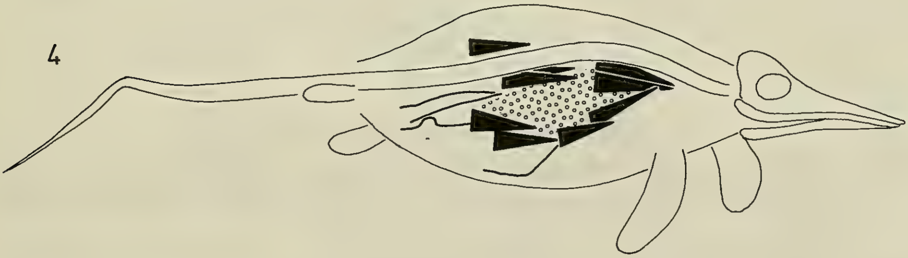
2



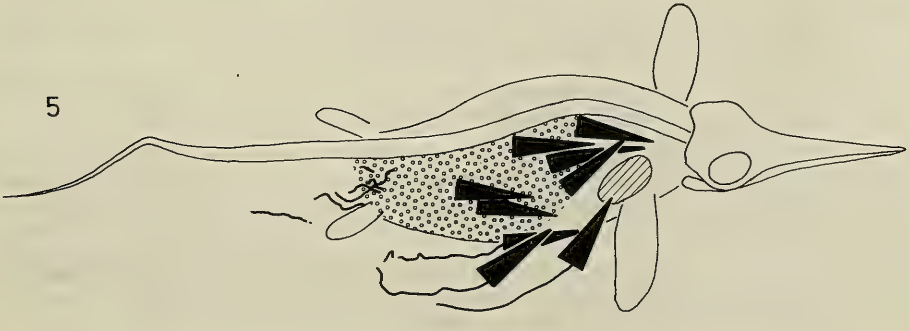
3



4



5



Tafel 7

(Allgemeine Erläuterungen s. Taf. 1)

Fig. 1. Skelett mit ca. sieben Embryonen, von denen zwei wahrscheinlich durch die aufgeplatzte Bauchhöhle nach außen verlagert sind; Holzmaden (nach einem zugesandten Foto).

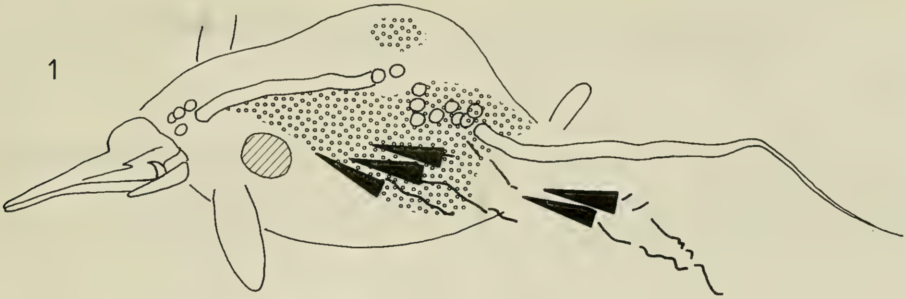
Fig. 2. Skelett mit sieben unterschiedlich großen Embryonen, die teilweise durch die aufgeplatzte Leibeshöhle nach außen verlagert sind; New York; bis 1901 Stuttgart, ehemalige Inv.-Nr. 6647 (nach Woodford 1965: Abb. 14–11).

Fig. 3. Skelett mit ca. sieben Embryonen, von denen eines durch die aufgeplatzte Leibeshöhle nach außen verlagert ist; Wien (nach einem zugesandten Foto).

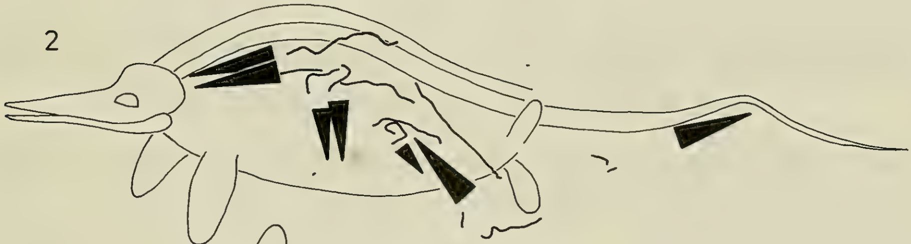
Fig. 4. Skelett mit ca. zehn Embryonen. Fast alle kleinen Skelette sind vollkommen disartikuliert und die isolierten Skelettelemente sind über eine weite Fläche innerhalb und außerhalb der Leibeshöhle des Muttertieres verstreut. Lediglich der vordere Teil der Leibeshöhle, in dem der Mageninhalt liegt, ist frei davon. Stuttgart, Inv. Nr. 50007.

Fig. 5. Skelett mit ca. elf Embryonen in zwei deutlich getrennten, hintereinander liegenden Gruppen. Ein Individuum ist – vermutlich durch den Geburtskanal – zur Hälfte ausgetrieben. Berlin (nach Branca 1908a: Taf. 1, Fig. 3).

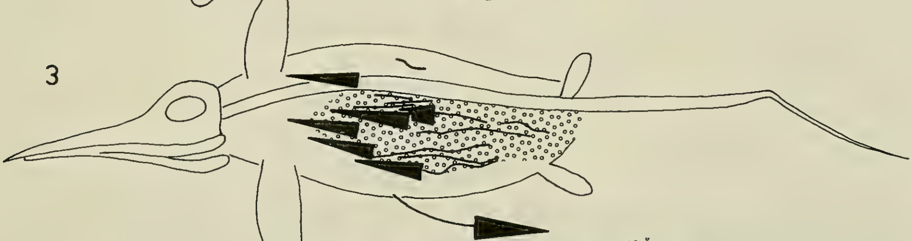
1



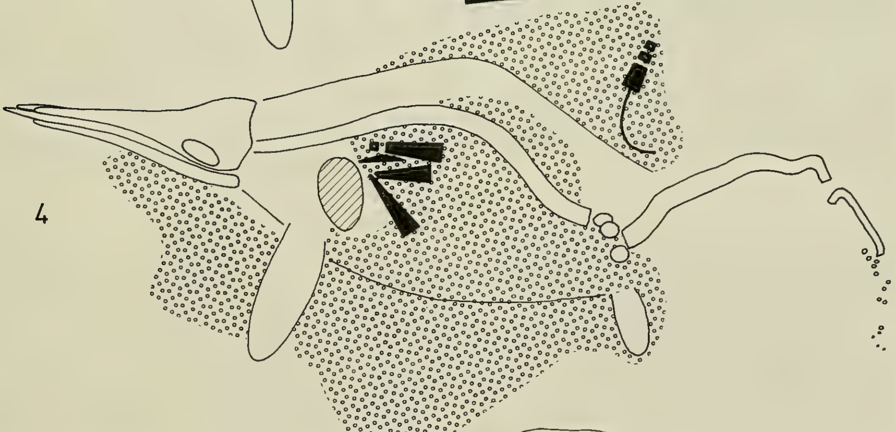
2



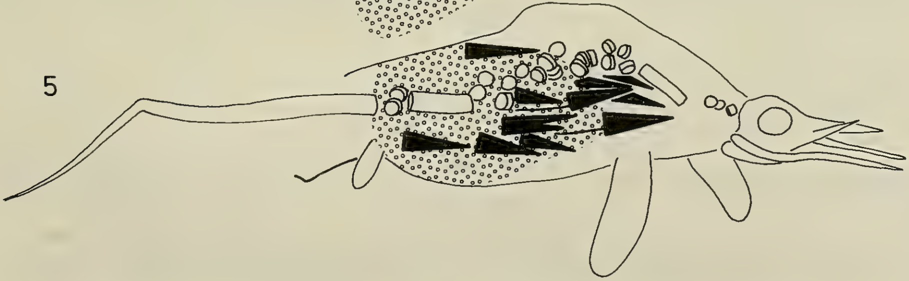
3



4



5



ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-8530 Neustadt a. d. Aisch

QL
1
S937
NH

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:
Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 165	63 S., 6 Taf., 14 Abb.	Stuttgart, 30. 10. 1990

Über die Muschelgattung *Placunopsis* (Pectinacea, Placunopsidae) in Trias und Jura

On the pelecypod genus *Placunopsis* (Pectinacea, Placunopsidae) in the Triassic and Jurassic

Von Helmut Hölder, Münster

Mit 6 Tafeln und 14 Abbildungen

SMITHSONIAN
AUG 8 1991
LIBRARIES

Summary

There is described new material, including some problematical cases, and compared with the numerous species of *Placunopsis* known in a bulky literature from Triassic and Jurassic. Many of them can be distinguished from one another only very indistinctly because of their great variability and the lack of an evolutionary trend.

Small reefs are formed by *Placunopsis* – probably exclusively by the species *Placunopsis ostracina* – only in the Muschelkalk and occasionally in the Middle Lias. Otherwise *Placunopsis* is found growing either isolated or in small societies on pelecypod and cephalopod shells but not rarely free in the sediment.

Zusammenfassung

Es wird neues Fundgut von *Placunopsis* beschrieben einschließlich einiger problematischer Fälle und verglichen mit den in einer umfangreichen Literatur weit verstreut beschriebenen zahlreichen *Placunopsis*-Arten aus Trias und Jura, die sich wegen großer Variabilität und fehlendem evolutiven Trend meist nur undeutlich voneinander abgrenzen lassen.

Kleine *Placunopsis*-Riffe, zu deren Bau nur die Art *Placunopsis ostracina* fähig gewesen zu sein scheint, kommen außer im Muschelkalk gelegentlich auch noch im Mittleren Lias vor. Im übrigen wächst *Placunopsis* einzeln oder in kleinen Gesellschaften auf Muscheln und Cephalopoden auf, kann aber auch frei im Sediment vorkommen.

Inhalt

1. Einleitung 2
2. Beschreibung 3
   2.1. Allgemeines 3
   2.2. *Placunopsis* in der Trias 7
      2.2.1. *Placunopsis ostracina* (v. SCHLOTHEIM 1820) 8
      2.2.2. Weitere Trias-Placunopsiden 14

- 2.3. *Placunopsis* im Jura 18
  - 2.3.1. *Placunopsis* im Unterjura 18
    - Unsicher definierbare Lias-Formen 18
    - *Placunopsis*-Kleinriffe im Lias 19
    - *Placunopsis striatula* (OPPEL) 20
    - *Placunopsis* (?) *munieri* DUMORTIER 20
  - 2.3.2. *Placunopsis* im Mitteljura 21
    - *Placunopsis fibrosa* LAUBE 21
    - *Placunopsis gingensis* (QUENSTEDT) 23
    - Asymmetrische *fibrosa-gingensis*-Vertreter 24
    - Ein noch komplizierterer Asymmetrie-Fall 25
    - *Placunopsis semistriata* (BEAN) 26
    - Eine problematische Muschelstruktur 26
    - *Placunopsis socialis* MORRIS & LYCETT 27
  - 2.3.3. *Placunopsis* im Oberjura 28
    - *Placunopsis lycetti* DE LORIOL 31
    - *Placunopsis radiata* (PHILLIPS) 34
    - *Placunopsis monsbeliardensis* (CONTEJEAN) 37
    - „*Placunopsis blanda* DE LORIOL“ 37
  - 2.3.4. Weitere in der Literatur genannte jurassische Placunopsiden 37
- 2.4. Zitate kretazischer Placunopsiden 42
- 3. Ergebnis 43
- 4. Schlußwort 44
- 5. Anhang: Fossilbestimmung und stratigraphisches Alter 45
- 6. Literatur 46

1. Einleitung

Als *Placunopsis* hat sich in der weit verstreuten Literatur allmählich ein recht charakteristischer Formenkreis innerhalb jener monomyaren Muscheln herausgeschält, die nach vorherrschender Auffassung mit der rechten Klappe aufwachsen. *Placunopsis* tritt unter günstigen Bedingungen zuweilen massenweise, ja riffbildend auf, sonst aber eher vereinzelt, und scheint auch freie Lebensweise mancher ihrer Vertreter nicht ganz zu meiden. Der noch nicht letztlich gesicherte taxionomische Zusammenschluß beruht mehr auf dem äußeren Habitus – der freilich durch unterschiedliche Erhaltung verfälscht und außerdem täuschenden Konvergenzen mit ganz anderen Einheiten ausgesetzt sein kann – als auf den fast fehlenden oder kaum zu beobachtenden Merkmalen von Schloß und Muskulatur. Immerhin erwähnen MORRIS & LYCETT (1853), ARKELL (1929–37) und COX (1969) den nicht ganz zentral, sondern etwas rückwärts der Mitte gelegenen Muskeleindruck.

Herkunft und systematische Zuordnung sind unsicher. QUENSTEDT (1852, 1885) hielt solche Formen, wie damals auch andere Autoren, für *Anomia*. Auch ZITTEL und später C. DECHASEAUX (1952) sowie A. H. MÜLLER (1980) stellen sie trotz fehlendem Byssusausschnitt zu den Anomiidae, L. R. COX (1969: N 380) mit Fragezeichen zu den Terquemiidae; FRENEIX, BRETON & DUBUS (1986) schufen für sie die eigene Familie Placunopsidae. Eine scheinbare *Placunopsis* aus dem Kimmeridgium Portugals jedoch hat sich aufgrund von drei Muskeleindrücken im Muskelfeld der linken Klappe sowie Byssusausschnitt in der rechten jüngst als Anomiide entpuppt (*Juranomia calcibyssata* FÜRSICH & WERNER 1988). Ob das auch andere bisher zu *Placunopsis* gestellte Formen betreffen könnte, läßt sich noch nicht sagen.

Phylogenetische Linien sind in der durch lange Zeit beibehaltenen Gleichförmigkeit sowie bei der sehr willkürlichen Artunterscheidung und Nomenklatur bisher nicht zu erkennen. Brauchbare Differentialdiagnosen fehlen. Der Artbegriff wurde naturgemäß nicht „biologisch", sondern allenfalls „paläontologisch", meistens aber ganz willkürlich gehandhabt. Engere oder weitere Artfassung hängt dabei noch immer von der „Einstellung" bzw. dem „taxionomischen Taktgefühl" der Autoren ab. Zu weite Fassung verwischt Unterschiede, zu enge führt zu Individualbeschreibung von Zufallsformen. All diese Schwierigkeiten sind aber auch ein Anreiz, in das verästelte literarische Geflecht einer vorwiegend mesozoischen Muschelgattung etwas Übersicht zu bringen und offene Fragen aufzuzeigen.

Verwendete Muschel-Parameter: Länge = Abstand von Vorder- bis Hinterrand; Höhe = Abstand Wirbel-Stirnrand [Zittel: „Höhe (resp. Breite)", Treatise: Height]; Dicke = Wölbungshöhe. Bei *Placunopsis* ist meistens (ungewiß ob immer) die rechte – somit untere – Klappe aufgewachsen. Manche Autoren (z. B. Contejean 1860) nennen unsere Länge „Breite" („largeur"), welchen Begriff dagegen Zittel (s. o.; Grundzüge, 1. Abt., 2. Aufl., 1903: 278) als Alternative für Höhe erwähnt.

Dank

Dank für die ermöglichte Durchsicht von Sammlungen gilt den Direktoren und Konservatoren folgender Museen: British Museum of Natural History, Musée d'Histoire naturelle Brüssel, Museum des Geologisch-paläontologischen Instituts der Universität Tübingen, Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität Berlin, Niedersächsisches Landesamt für Bodenforschung Hannover, Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart. Prof. Dr. R. Fischer (Hannover) und Prof. Dr. H. Seyfried (Mainz, jetzt Stuttgart) übersandten Sammlungsmaterial.

Aus ihren privaten Sammlungen unterstützten mich die Herren R. Flaig (Unterensingen), Dr. h. c. H. Hagdorn (Muschelkalkmuseum Ingelfingen), Dr. P. Hardetert (Recklinghausen), Dr. h. c. O. Linck † (Güglingen), Herr F. Sauter † (Nachfolger: H. Hager) (Aalen), Dr. R. Schlegelmilch (Aalen), Dr. H. Seyfried (Berlin).

Für freundliche briefliche Auskünfte danke ich Frau Dr. Dhondt (Brüssel), Mme. Suzanne Freneix (Paris), Dr. H. Hagdorn (Ingelfingen), Prof. Dr. D. Herm (München), Prof. Dr. H. Hagn (München), Dr. H. Jaeger (Berlin), Frau Dr. P. Schäfer (Marburg, jetzt Kiel), Dr. M. Urlichs (Stuttgart), Prof. Dr. F. Westphal (Tübingen) und Prof. Dr. J. Wiedmann (Tübingen), für die Durchsicht und manche Verbesserungen des Manuskripts Dr. G. Bloos sowie für wiederholte bibliothekarische Hilfe Frau Meyding (Bibliothek der Bundesanstalt für Geowissenschaften und Rohstoffe, Hannover). Auch Dr. M. Bertling (Münster) half bei der Beschaffung von Literatur. Dr. G. Bloos (Stuttgart) und Dr. Reiner Jordan (Hannover) habe ich für Ergänzungen der in meinem Manuskript kürzer gefaßten Zitate des Schriftenverzeichnisses zu danken.

2. Beschreibung

2.1. Allgemeines

Oberfamilie Pectinacea
Familie Placunopsidae

Gattung *Placunopsis* Morris & Lycett 1853

Zur Typus-Art: Von den vier Arten, die Morris & Lycett (1853) zu *Placunopsis* n. gen. stellten, wählte Stoliczka (1871) *Pl. jurensis* (Roemer) aus, eine ursprünglich von Roemer (1836) aus dem nordwestdeutschen Korallenoolith beschriebene Art. Morris & Lycett kannten aber nur ihr englisches Material. Laube (1867) unterschied jedoch die von ihnen *jurensis* genannten Exemplare aus dem englischen Mitteljura von *jurensis* (Roemer) und zog sie zu der neuen Art *Pl. fibrosa* Laube. Damit liegt bei Stoliczka der Fall einer – hier allerdings in Anlehnung an die Autoren der Gattung – falschen Typus-Bestimmung vor (ICZN Artikel 70a), was der Aufhebung aus Vollmacht der Internationalen Kommission (IC) bedarf (Artikel 79). L. R. Cox (1952) hatte einen entsprechenden Antrag offenbar beabsichtigt, indem er *fibrosa* als Typusart vorschlug und im Treatise (1969, Bivalvia I, N380) auch nannte, jedoch mit dem Zusatz „ICZN pending" d. h. „schwebend", also noch unentschieden. Ein solcher Antrag scheint aber laut brieflicher Mitteilung von I. D. D. SMITH vom 23. 11. 1989 bei der Kommission niemals eingegangen zu sein. Hier wird deshalb mit Cox von *fibrosa* als Typusart ausgegangen, was allenfalls anhand umfangreichen Vergleichsmaterials von der Typlokalität Balin (Polen) für *fibrosa* und der von MORRIS & LYCETT *jurensis* genannten Form aus Mittelengland in Frage gestellt werden könnte. Da das aber bei der Seltenheit der Funde nicht zu erwarten steht und Bestätigung der Identität auch dann weit wahrscheinlicher wäre, sei die Internationale Kommission hiermit gebeten, *fibrosa* LAUBE als Typusart von *Placunopsis* zuzustimmen.

Gattungsdiagnose nach MORRIS & LYCETT, in etwas gekürzter Übersetzung: „Schale suborbikulär, ungleichklappig, irregulär, sehr dünn, ohne Ohren. Größere (obere) Klappe konvex, ziemlich schief, mit gedrücktem, randnah gelegenem Wirbel. Skulptur aus undulierenden, zarten Radialrippen (radiating lines), Schloßrand kurz, nahezu gerade. Die kleinere (untere) Klappe flach und nicht selten einer Unterlage angeheftet. Schloß zahnlos, mit kleiner, quergestellter innerer Ligamentgrube. Muskeleindruck groß (zweilobig?), subzentral.

Form so unbeständig (irregulär), daß kaum zwei Exemplare einander gleichen. Die größere Länge kann zwischen Vorder- und Hinterrand oder (dann als „Höhe", s. oben) zwischen Wirbel- und Stirnrand liegen. Doch dehnt sich die gewölbtere, obere Klappe nach hinten stärker aus als die untere. Mindestens zeitweiliges Aufsitzen auf fremder Unterlage deutet sich in allomorphen, auch auf die Oberklappe sich durchprägenden Skulpturen an, die jedoch keineswegs immer vorhanden sind und an kein bestimmtes Wachstumsstadium gebunden erscheinen.

Placuna besitzt im Unterschied zu *Placunopsis* divergierende Schloßzähne (Cruren). *Posidonia* ist geohrt und hat eine längliche, nicht quergestellte Ligamentgrube. *Anomia* besitzt das bekannte Byssusloch der unteren Klappe, das bei *Placunopsis* allenfalls durch Abrieb über dem Muskeleindruck vorgetäuscht sein kann, was zu irrtümlicher Bestimmung als *Anomia* Anlaß gab."

Zum „randnah gelegenen Wirbel" ist zu sagen, daß er häufig etwas über den Schloßrand hinausragt, ebenso häufig bis zu ihm reicht und seltener etwas hinter ihn zurücktritt, also einwärts auf der Schalenfläche liegt, so bei Abb. 9b, c, i und r (S. 30).

Die erwähnte Ligamentgrube (MORRIS & LYCETT 1853, Fig. 8b) ließ sich später nicht wieder beobachten. Dagegen finden sich manchmal schmale, dem Rand mehr oder weniger parallele Leisten zu beiden Seiten des Wirbels, die vermutlich dem Ansatz eines äußeren Ligaments dienten.

Anmerkungen und Ergänzungen: *Placunopsis* ist von der Trias bis in die Oberkreide verbreitet (MÜLLER 1980). Doch gehört sicher auch *Anomia striata* BROCCHI aus dem Tertiär der Piacenza und dem Oligozän von Bünde (Westfalen) dazu. Nach ZITTEL (Hdb. Paläont. I. Abt. Bd. 2: 22; 1881–85) kommt sie schon im Kohlenkalk vor, nach DECHASEAUX (1952: 285) noch heute. Das beste Fundgut bilden gewölbte Oberklappen, die Umriß, Skulptur und die manchmal beträchtliche Schalendicke erkennen lassen, dagegen nur selten die (zahnlose) Schloßregion, kaum jemals aber die Merkmale der Schaleninnenfläche. Der Grund hierfür liegt in der Auflösung einer aragonitischen Schaleninnenschicht (BACHMANN 1979; FÜRSICH & WERNER 1986). Aufgewachsene Unterklappen zeigen sich dementsprechend merkmalsarm. Die Beobachtung beider Klappen ist nur selten möglich, da sie meistens getrennt sind oder aber die aufgewachsene Unter- von der Oberklappe verdeckt ist. Deshalb ist oft auch fraglich, was zusammengehört.

Bei der von STOLICZKA vorgeschlagenen Typusart „*Placunopsis jurensis* (ROEMER)" in MORRIS & LYCETT 1853 – laut LAUBE 1867 non *Placuna jurensis*

ROEMER 1836 – handelt es sich um eine Muschel mit zarter Gitterskulptur aus dem mitteljurassischen Great Oolite (Bathonium) von England. Ihre Identifizierung mit ROEMERS oberjurassischer Art erscheint beim Vergleich unserer Abb. 4e und 9a sehr begreiflich. Die Aufstellung einer eigenen Gattung durch MORRIS & LYCETT lag nach ROEMERS etwas willkürlicher Zuordnung zu der größerwüchsigen *Placuna* durchaus nahe. Damit verband sich sowohl eine Unterscheidung von der mit gewinkelten „Cruren" (Schloßleisten) in der rechten Klappe versehenen *Placuna*, die in der Jugend ein *Anomia*-Stadium mit Byssusbucht bzw. -loch durchlaufen soll, als auch von *Anomia* selbst. Ein bei MORRIS & LYCETT nicht klar zum Ausdruck gekommener Unterschied liegt darin, daß sich die mit Byssus ausgestatteten Anomiidae der Unterlage mit ihrer rechten Klappe nur anschmiegen, während *Placunopsis* fest aufwachsen kann, ohne das allerdings immer zu tun.

Abgeriebene Oberklappen mit scheinbarem (de facto nur der Unterklappe zukommendem) Wirbelloch wurden vor allem in der älteren Literatur, worauf auch schon MORRIS' & LYCETTS Originaldiagnose hinweist, wiederholt für *Anomia* gehalten, die aber keine so zarte, sondern allenfalls eine derber pustulose (*Paraplacuna*) oder spinose (*Paranomia*) Radialskulptur besitzt. So liegen bei den von BUVIGNIER (1852, Taf. 20, Fig. 14–27) vergrößert abgebildeten „Anomien" des ostfranzösischen Oberjuras vermutlich im Wirbelbereich durchgescheuerte *Placunopsis*-Oberklappen vor (vgl. S. 36). Darauf weisen auch die zarten Radialrippen der BUVIGNIERschen Figuren 15, 22 und 27.

Die Anomiiden-Frage wurde allerdings, wie schon in der Einleitung erwähnt, jüngst wieder aktuell. Ähnelt doch *Juranomia calcibyssata* FÜRSICH & WERNER 1989 aus dem Oberjura Portugals mit nur selten erhaltenen *Anomia*-Merkmalen dem bisher unter *Placunopsis jurensis* (ROEMER) = *suprajurensis* (BUVIGNIER) geführten Formenkreis sehr stark. Die Artenzahl von *Placunopsis* könnte demnach zu beschneiden sein. Sollte sich aber selbst die Typusart *P. fibrosa*, bisheriger Wahrscheinlichkeit entgegen, als Anomiide herausstellen, so bedeutete auch das nur einen weiteren Schachzug im Spiel der ungewissen familienmäßigen Zuordnung der Gattung; und würde die Typusart gar *Juranomia* (s. S. 36) zugewiesen, müßte dieser Name als jüngeres Synonym hinter *Placunopsis* zurücktreten. Wahrscheinlicher ist es aber, daß *Placunopsis* ihre Selbständigkeit gegenüber *Juranomia* behält.

Die Aufstellung der Familie Placunopsidae FRENEIX, BRETON & DUBUS (1986) für die einzige Gattung *Placunopsis* mag wegen der ungeklärten Verwandtschaftsbeziehungen als berechtigt gelten.

Die Skulptur von *Placunopsis* (und skulpturell ähnlichen Muscheln): Ein bezeichnendes, wenn auch durch Anlösung oder Abrieb nicht immer erkennbares Merkmal der Gattung sind zarte, in ihrem Verlauf etwas zitternde, dicht bis sehr dicht stehende Radialrippen, die sich mit den konzentrischen Anwachslinien und Falten vergittern, aber oft auch unabhängig davon granuliert erscheinen. Die Zugehörigkeit weiter und derber berippter Formen erscheint problematisch. Hier bestehen Verwechslungsmöglichkeiten mit *Plicatula*, was z. B. für *Placunopsis inaequalis* (PHILLIPS) (PHILLIPS 1875, Taf. 5, Fig. 13; in früheren Auflagen *Ostrea*; unsere Abb. 13b und d) sowie für unsere Abb. 13c und e gelten könnte, jedoch der Bestätigung durch Kenntnis der oft unbekannten Schloßregion bedarf. *Anomia fissistriata* WINKLER (1861, Taf. 5, Fig. 10; unsere Abb. 13a) zog COX (1952: 45) wegen zwei divergierender Schloßzähne bzw. Cruren zu *Plicatula (Pseudoplacunopsis)* BITTNER, die BITTNER (1895) von St. Cassian beschrieb.

Die einzige Art, bei der radiale Skulptur im Rahmen großer Variabilität mit Sicherheit schon primär fehlen kann, scheint *Pl. ostracina* zu sein, weshalb sie der Gattung *Placunopsis* auch erst spät zugewiesen wurde.

Placunopsis-ähnliche Radialskulpturen finden sich auch bei den Dimyidae (*Dimyodon*, Jura; *Dimya*, Eozän bis rezent), manchen Aviculopectinidae, Pectinidae, Posidoniidae, Pseudomonotidae, Spondylidae, Arcaceae und manchen inarticulaten paläozoischen Brachiopoden. Unter den Pseudomonotidae sei besonders auf die – allerdings dickschalige – *Pachypteria sinaitica* JUX & OMARA 1983 aus dem Unterkarbon Ägyptens, die wohl älteste bekannte bankbildende Muschel, hingewiesen. Zumal ihre in der Wirbelregion aufgewachsene rechte Klappe zeigt in ihrem freien Teil eine durchaus *Placunopsis*-ähnliche Skulptur mit welligen, granulierten und an den Anwachsstreifen versetzten Rippen. Aus dem Pennsylvanian der USA erwähnte *Placunopsis*-Funde gehören laut COX (1969: N382) wahrscheinlich zu den Pseudomonotidae.

Die „placunopsoide" Skulptur ist also weit verbreitet und weist nur im Verein mit Schloßlosigkeit und anderen Negativmerkmalen auf die Gattung *Placunopsis* selbst.

Merkwürdig ist, daß eine an diese „placunopsoide" erinnernde Skulptur auch an die Stelle einer anderen unterdrückten Eigenskulptur treten kann. Diese Erscheinung findet sich auf der in die Oberklappe durchgepausten Anwachsfläche einer *Lopha marshi* (SOW.), die auf einem großen Belemniten aufgewachsen ist und deshalb eigentlich eine skulpturlos glatte Anwachsfläche erwarten ließe (Taf. 4, Fig. 4). Genau besehen handelt es sich hier allerdings um dünne, durch Anwachsstreifen quergeriffelte Schnurrippchen, wie sie als offenbar Ostreiden-eigenes, bei *Lopha* sonst aber nicht zum Zuge kommendes Erbgut auch die noch rezente Gattung *Striostrea* (Treatise: N 1135) charakterisieren.

Aufwachsen, Ökologie: Neben dem Aufwachsen mit der ganzen Fläche der rechten Klappe kommt auch begrenztes Aufwachsen und – mindestens im Alter und nach Funden in Mergelhorizonten – freie Lebensweise vor (ZITTEL: „frei oder aufgewachsen"). Die aufgewachsene Schale orientiert sich nach SEILACHER (*in:* ZIEGLER 1972, Abb. 171 C) mit dem Hinterende der Schale (dem Schalenbug hinter dem Wirbel) nach oben (Abb. 1f).

Placunopsis gehört der euryhalinen Flachwasserfauna an. Nach ihrem Vorkommen im Röt (A. H. MÜLLER 1980) und Muschelkalk erträgt sie Hyper-, im Lettenkeuper und den mitteljurassischen Estuarine Beds England-Schottlands auch geringe Hyposalinität (TAN & HUDSON 1974; HALLAM 1975: 51). Für die Vorkommen im mittel- und osteuropäischen Jura sowie in der Tethys lassen sich meistens nahezu normalmarine Verhältnisse annehmen. Über Faunenassoziationen mit *Placunopsis* im Corallian des englischen Oberjuras berichtet FÜRSICH (1977), im Lusitanischen Becken Portugals FÜRSICH & WERNER (1986) und im oberjurassischen Korallenoolith Nordwestdeutschlands BERTLING (1989), der außerdem das im Vergleich mit dem Jura viel zahlreichere Auftreten von *Placunopsis* im Muschelkalk mit der damals noch fehlenden Konkurrenz durch die ebenfalls aufwachsenden Austern in Zusammenhang bringt.

Die bei *Placunopsis ostracina* in Muschelkalk und Lias entwickelte Fähigkeit zum Bau von Riffen erspart den aus hoher Produktionsrate hervorgehenden Larven die Suche nach einem für die Anheftung geeigneten Substrat, die sonst nur selten gelingt und so das nur sporadische Auftreten der übrigen Arten erklärt. Der Vorteil des Riffs liegt darin, daß es seinen Bildnern Schutz vor Räubern und vor allem vor der

Wasserbewegung gewährt, deren es zugleich bedarf, indem sie planktonische Nahrung heranschafft und den Abfall beseitigt (BERTLING 1989).

Zum Riffbau von *Placunopsis* s. auch S. 13 und S. 19.

2.2. *Placunopsis* der Trias

Muschelkalkformen mit einer der jurassischen Typusart ähnlichen Radialskulptur hat erstmals GIEBEL (1856) zu *Placunopsis* gestellt und dafür die drei neuen Arten *Pl. plana, gracilis* und *obliqua* begründet, die später KOKEN als einzige Placunopsiden in sein Werk „Die Leitfossilien“ (1896) aufnahm. Formen ohne oder ohne ausgeprägte Radialskulptur, die dadurch aus der ursprünglichen Gattungsdiagnose herausfallen, beließ GIEBEL (1856) bei „*Ostrea placunoides* MÜNSTER“ (in GOLDFUSS) und bei *Anomia*. Solche Formen hatte aber schon SCHLOTHEIM (1820) unter den Namen *Chamites ostracinus* und *Ostracites sessilis* beschrieben.

GOLDFUSS (1834) unterschied *Ostrea placunoides* MÜNSTER mit zarten, ziemlich entfernt stehenden, radialen „Linien“ (Rippen) und flacher Oberklappe von *Ostrea subanomia* MÜNSTER ohne solche Radiallinien und mit gewölbter Oberklappe. Beide Arten sind mit der dünnen, flachen Unterklappe aufgewachsen, deren verdickter Rand einem Mäuerchen ähnlich aufgebogen ist, während eine nur fraglich abgetrennte *Ostrea schübleri* ALBERTI mit bauchiger Unterklappe frei im Gestein steckt und deshalb wohl nicht aufgewachsen war. C. v. SCHAUROTH (1857) wählte für im Umriß sehr variable Kleinformen des Coburger Lettenkeupers abweichend von GIEBEL, auf den er sich im übrigen bezieht, den MÜNSTERschen (in GOLDFUSS publizierten) Namen *Ostrea subanomia* statt *placunoides* (s. die folgende Synonymieliste) und gliederte sie in acht Varietäten, unter denen aber einige (tenuis, orbica, reniformis, schübleri, genuina) deutlich radial berippt sind.

Die nachfolgende (verwirrende!) Literatur zeigt Meinungsverschiedenheiten darüber, ob die taxionomische Trennung nach vorhandener oder fehlender Radialskulptur berechtigt sei. K. v. SEEBACH (1861) behandelte GIEBELS radial berippte *Pl. plana* und die glatte *Ostrea ostracina* (= *placunoides* und *subanomia*) als getrennte Gattungen. Über *O. ostracina* schreibt er, daß sie „zuweilen durch radiale, aber nicht eingeschnittene Streifen [Farbstreifen?] gezeichnet“ sei, schließt aber in ihre Synonymieliste in Widerspruch zu dem Merkmal „glatt“ auch die radial berippten Varietäten der SCHAUROTHschen *Ostrea subanomia* ein. Auch bei ALBERTI (1864), der alle vor ihm beschriebenen Formen ausführlich erörtert, rangiert die vorwiegend glatte *ostracina* unter *Ostrea*. PHILIPPI (1898) entdeckte dann an dem leider inzwischen verlorenen Urstück zu SCHLOTHEIMS „*Chamites ostracinus*“ Radialrippen und faßte daraufhin alle glatten und berippten Muschelkalk- und Lettenkeuperformen unter dieser Art zusammen, die seiner Meinung nach (S. 152) entgegen GIEBEL (1856), aber in Übereinstimmung mit BENECKE (1868) zu *Placunopsis* zu stellen sei. ZELLER (1908) berichtet von gelegentlich massenhaftem Auftreten schwer bestimmbarer Kleinformen im schwäbischen Lettenkeuper und greift aus v. SCHAUROTHS Varietäten nur eine radial zart berippte, runde Form als *Placunopsis orbica* v. SCHAUROTH heraus (wobei ZELLERS Figur dazu allerdings mehr der *Ostrea subanomia* var. tenuis SCHAUROTH gleicht als dessen merkwürdigerweise weniger runder, vielmehr länglicherer var. orbica, die ALBERTI 1864 übrigens mit *Pl. gracilis* GIEBEL synonymisiert hat). ASSMANN (1916) faßte sehr verschiedene, schwer zu bestimmende Kleinformen des oberschlesischen Muschelkalks im Sinne PHILIPPIS als *Pl. ostracina* v. SCHLOTH. zusammen.

Schon O. v. LINSTOW (1903, publ. 1907) bestritt jedoch aufgrund seines Materials und offenbar unbeeindruckt von PHILIPPIS Beobachtung an v. SCHLOTHEIMS *ostracina*-Urstück – aber sicher zu Unrecht, worauf auch WURM (1911) hinwies – jegliche Radialstreifung bei *Pl. ostracina*, ja bei Placunopsiden des germanischen Muschelkalks überhaupt! Er mutmaßte vielmehr Zugehörigkeit der radial berippten Kleinformen zum juvenilen *Velopecten albertii* (GOLDF.) und Beschränkung radial berippter Placunopsiden auf die alpine Trias, z. B. *Ostrea filicosta* BENECKE im Muschelkalk von Recoaro, die laut BENECKE schon der jurassischen *Pl. jurensis* (= *fibrosa*) ähnlich ist.

Über der Frage der artlichen geriet aber die andere Frage der generischen Trennung in Vergessenheit, die sich schon bei GIEBEL ja damit stellte, daß er *Placunopsis* gemäß der Originaldiagnose auf radialskulptierte Formen beschränkte. Man folgte in dieser Hinsicht stattdessen stillschweigend PHILIPPI. Hätte an seiner Stelle ein dem taxionomischen „splitting“ statt „lumping“ („Splittern statt Klumpen“) zugeneigter Autor für diejenigen der vorwiegend glatten Triasformen, die nicht mehr unter *Chamites, Ostrea* und *Anomia* geführt werden konnten, eine eigene Gattung gegründet, so liefen sie heute selbstverständlich unter dieser.

So gesehen könnte die Frage nach der Gattungszugehörigkeit glatter „*ostracina*“-Vertreter bis heute als offen erscheinen. Ihre Beantwortung hängt von der Spannweite der Variabilität ab. Nur wenn diese auch radial berippte Formen einschließt – was der Fall zu sein scheint –, lassen sich auch die so häufig glatten Muschelkalk-„Ostracinen“ der Gattung *Placunopsis* zuweisen.

Dabei wurde bisher übersehen, daß vor allem einzelne relativ (bis mehrere cm) große, in der Literatur aber nirgends abgebildete Exemplare nicht selten deutlich radial berippt sind (Abb. 1d, e). Da sie, aufgewachsen vor allem auf Nautilen, mit kleineren, glatten zusammen vorkommen, die oftmals der Drängung halber nicht größer werden konnten, sei hier an der nach Größe und Skulptur vermutlich sehr variablen Art *ostracina* und damit an ihrer Zuordnung zu *Placunopsis* festgehalten, ohne daß die damit verbundene Fragwürdigkeit ganz behoben wäre.

2.2.1. *Placunopsis ostracina* (v. SCHLOTHEIM 1820)

Abb. 1a–f, Taf. 1, Fig. 1–4

*1820 *Chamites ostracinus*. – F. v. SCHLOTHEIM: Petrefaktenkunde, S. 215.
– *Ostracites sessilis*. – F. v. SCHLOTHEIM: Petrefaktenkunde, S. 237.
1823 [*Ostracites* auf *Enantiostreon*]. – SCHLOTHEIM: Nachtrag 1823, S. 111, Taf. 36, Fig. 1a. – [Ohne Erläuterung]
1834–40 *Ostrea placunoides* MÜNSTER. – GOLDFUSS: Petref. Germaniae, S. 19, Taf. 79, Fig. 1.
– *Ostrea subanomia* MÜNSTER. – GOLDFUSS: S. 19, Taf. 79, Fig. 2.
– *Ostrea Schübleri* MÜNSTER. – GOLDFUSS: S. 19, Taf. 79, Fig. 3.
– *Ostrea reniformis* MÜNSTER. – GOLDFUSS: S. 20, Taf. 79, Fig. 4.
1856 *Ostrea placunoides* GOLDFUSS. – GIEBEL: Lieskau, S. 12.
1880 *Terquemia ostracina* SCHLOTH. sp. – NOETLING: Z. deutsch. geol. Ges. **32**, S. 322.
1898 *Placunopsis ostracina* v. SCHLOTHEIM sp. – PHILIPPI: Schwieberdingen, S. 150, Taf. 7, Fig. 10.
1903 *Terquemia placunoides* GF. sp. – LANGENHAN, Verstein. dtsch. Trias, Taf. 10, Fig. 1–4.
1904 *Placunopsis ostracina* v. SCHLOTH. sp. – v. LINSTOW: Jb. preuß. geol. L.-Anst. **24**, S. 137, Taf. 12, Fig. 1–5 und 10–13.
1915 *Placunopsis ostracina* v. SCHLOTH. sp. – ASSMANN: Jb. preuß. geol. L.-Anst. **36**, S. 596, Taf. 31, Fig. 5–8.

1928 *Placunopsis ostracina* v. SCHLOTHEIM sp. – M. SCHMIDT: Lebewelt Trias, S. 164, Abb. 357.

1980 *Placunopsis ostracina* (SCHLOTHEIM 1820). – NIEMEYER: Muschelkalk von Siles, Diss. Münster (Mskr.).

Stratigraphisches Vorkommen: Muschelkalk und Lettenkeuper.

Über den Typus

Das Urstück zu *Chamites ostracinus* SCHLOTH. läßt sich nach freundlicher Auskunft von Dr. H. JAEGER im Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin infolge der Kriegsverluste nicht mehr auffinden. PHILIPPI (1898) hat noch gesehen, daß es „eine feine Radialskulptur besitzt. Die Deutlichkeit, mit der dieselbe auftritt, scheint hauptsächlich von dem bei deutschen Triasbivalven ja bekanntlich sehr ungleichartigen Erhaltungszustand abzuhängen."

Von den fünf bei v. SCHLOTHEIM (1820: 237) erwähnten freien (!) Exemplaren von „*Ostracites sessilis*" existiert noch ein aus dem Muschelkalk von Weimar stammendes Stück mit SCHLOTHEIMschem Originaletikett (Kat.-Nr. Q.K.4.4., p. 870; unsere Abb. 1a). Die an sich erwägenswerte Erhebung dieses Stücks zum Lectotypus (Vorschlag von Dr. JAEGER) erforderte freilich die Umbenennung von *Pl. ostracina* in *sessilis*. Obwohl das angesichts der Unverbindlichkeit der Seitenpriorität (IRZN Art. 24a) als legitim erschiene, sei an dem allgemein gebräuchlichen Namen nicht gerüttelt, zumal die Fixierung eines Lectotypus bei der so schwankenden Erhaltung und unsicheren Synonymisierung mehr nur formalen als erkenntnisfördernden Charakter hätte. Erwähnt sei SCHLOTHEIMS den Namen *sessilis* unterstreichende Textstelle: „Eine kleine Auster von unbestimmbarer Form, welche zu den sogenannten Klebeaustern gehört, die häufig auch auf anderen Muscheln und Versteinerungen aufsitzend angetroffen werden."

Die einzige von SCHLOTHEIM (Nachtrag 1823, Taf. 36, Fig. 1a) – freilich ohne Benennung – abgebildete vermutliche *Placunopsis*, aufgewachsen auf einem *Enantiostreon*, ist nicht mehr aufzufinden. Ihr Bild (Oberklappe) ähnelt unserer Abb. 1a, hat aber eine vom Wirbel zum Stirnrand kürzere Achse, ist also weniger schlank (hoch).

Merkmalsvariabilität

Umriß: Dem häufigeren Fall einer deutlichen Rückwärtsausdehnung der Schale mit schräg rückwärts verlaufender Achse, – so bei den Oberklappen Abb. 1a und 1e (Außenansichten) sowie der Unterklappe 1c (Innenansicht) – stehen seltenere Fälle der Vorwärtsverlängerung gegenüber (Abb. 1b, deren Oberklappen-Umriß zum Vergleich nochmals rechts neben Abb. 1a wiedergegeben ist). Dieser von Fall zu Fall je nach Aufwachsen vermutlich ökologisch bedingte Unterschied wird uns auch bei anderen Arten begegnen. Auffallend ist auch, daß die Schloßrand-„Schulter" bei Abb. 1d und wohl auch 1e hinter dem Wirbel liegt und nicht davor wie bei 1a und b.

Skulptur: Die unterschiedliche taxionomische Wertung der Radial-Skulptur wurde bereits erörtert.

M. SCHMIDT (1928: 164) schreibt über *Pl. ostracina* in offenbar engerem Sinne anhand des ihm von Augenschein bekannten Materials: „Die Schale besitzt keine Radialstreifung" und fügt eine aus v. LINSTOW übernommene Abbildung eines allomorph überprägten Stücks mit konzentrischen Falten aus dem Lüneburger Muschelkalk hinzu (Fig. 357). Er kennt aber PHILIPPIS (S. 165 irrtümlich v. LINSTOW zuge-

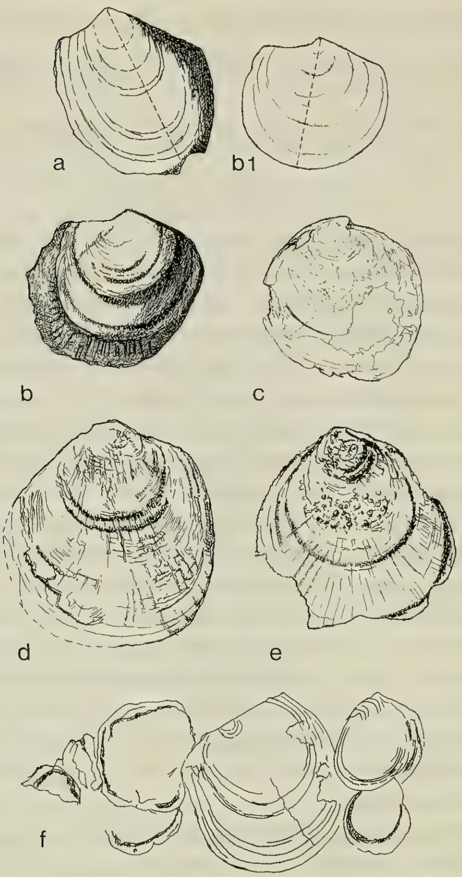


Abb. 1. *Placunopsis ostracina* (v. Schlotheim 1823) aus dem Hauptmuschelkalk.

a: „*Chamites sessilis*“ Schlotheim, gewölbte Oberklappe. Bei Museumsbesuch angefertigte Schnellskizze. Einziges aus der Schlotheimschen Sammlung in Berlin noch vorhandenes *Placunopsis*-Exemplar. Hauptmuschelkalk Weimar. Mus. f. Naturkunde d. Humboldt-Universität, Kat.-Nr. Q.K. 4.4. – × 1. Rechts daneben (b1) die ähnliche Oberklappe der Fig. b im Umriß, die sich durch andere Lage der (gestrichelten) Achse Wirbel–Stirnrand unterscheidet.

b: Doppelkappiges Exemplar, auf (einem im Bild nicht sichtbaren) *Pleuronectites laevigatus* aufgewachsen, mit flach gewölbtem Oberklappen-Steinkern ohne (erhaltene) Radialskulptur; Randpartie der Unterklappe auf der sichtbaren Innenseite mit Radialrippen, also ohne Erhaltung des vermutlich skulpturlosen Hypostrakums. Linck 1956, Taf. 34, Fig. 7. Slg. Linck im Städt. Museum Heilbronn. – × 1.

c: Innenansicht einer sehr dünnen unteren (rechten) Klappe, auf *Germanonautilus*-Steinkern. Schloßleisten beiderseits des Wirbels. (Scheinbarer Knick wohl nur durch Pressung.) Horgen b. Rottweil. Geol.-paläont. Inst. Univ. Münster B6. A–3.1. – × 1.

d: Flachgewölbte linke Oberklappe eines doppelklappigen Exemplars auf demselben *Germanonautilus*-Steinkern, magniradiata nova var., Horgen. Geol.-paläont. Inst. Univ. Münster B 6. A–3.2. – × 1.

e: Flach auf *Germanonautilus* aufgewachsene Unterklappe mit Radialskulptur, Pustulierung und mit schmalen Leisten beiderseits des Wirbels, magniradiata nova var., forma tuberosa. Héming, Lothringen. Leg. Dr. P. Hardetert (1979). – × 1.

schriebene) Beobachtung radialer Rippen an v. SCHLOTHEIMS Original und scheint deshalb im Widerspruch zu Seite 164 selbst zu erwägen, ob sich die kleinen, berippten Formen um *plana* und die von SCHMIDT erstmals abgebildete, ebenfalls zartberippte *Placunopsis rugosa* SANDBERGER (mo, Würzburg) nicht doch mit *ostracina* vereinigen lassen. ASSMANN (1937), dem an seinem Material aus dem Unteren Muschelkalk Oberschlesiens keine radiale Skulptur begegnet ist, lehnt das aber wohl mit Recht ab.

Fundgut und Beschreibung

Am häufigsten finden sich aufgewachsene Unterklappen, die an den Rändern verdickt und bei Drängung oft winkelig aufgebogen sind. Bei manchen davon ist der Randwulst auch auf der Innnenseite radial berippt, bei anderen nicht (Abb. 4c, 1f). Seltener sind sehr dünne Unterklappen ohne jede Radialskulptur (Abb. 1c, f Mitte) und selbst bei gegenseitiger Drängung ohne aufgebogenen Rand. Bei manchen großen, ohne Nachbarschaft ungehindert gewachsenen Unterklappen erstreckt sich die radiale Berippung über große Teile der inneren Schalenfläche. Dazu können unregelmäßige Pusteln kommen (Abb. 1e). Zu solchen Unter- gehören flachgewölbte Oberklappen mit entsprechender Radialberippung (Abb. 1d). Auch Abb. 1b zeigt die radial berippte Innenfläche der Unterklappe, die unter dem Steinkern der Oberklappe hervortritt, der nur konzentrische Wülste zeigt. Noch als Schale erhaltene Oberklappen können glatt oder (Abb. 4c links) berippt sein.

All diese Unterschiede – groß und klein, dick- und dünnschalig, radial und nichtradial berippt, mit spitzem (Abb. 4c rechts) oder stumpfem Winkel unter dem Wirbel oder mit geradem Schloßrand (Abb. 1f) usw. –, die je für sich auf verschiedene Arten weisen könnten, lassen sich aufgrund des gemeinsamen Vorkommens im Sinne großer Variabilität verstehen. Dabei mag die Form mit geradem Schloßrand (1f) als recta nova var. und die große, radial berippte Variante (Abb. 1d, e, auch b), die in der bisherigen Literatur keine Beachtung erfuhr, als magniradiata nova var. hervorgehoben werden. Neben der letzteren gibt es aber, wenigstens bis zur Größe von fast 2 cm, gewölbte glatte Oberklappen, die „außer eigenen Anwachsstreifen . . . keinerlei Skulptur“ zeigen (SEILACHER 1954: 169).

Vereinzelte radiale Linien, wie sie auf Taf. 1, Fig. 2 schwach sichtbar sind, hat auch v. LINSTOW (1907) beobachtet, aber nicht als Radialrippen anerkannt. Ein sicheres radiales Element ist in manchmal gut erhaltenen Farbstreifen gegeben (Taf. 1, Fig. 3).

Die Beschreibung von *Placunopsis ostracina* (v. SCHLOTH.) als der im Muschelkalk und auch noch im Lettenkeuper vorherrschenden Art lautet dann:

Bis (laut GEISLER 1938) 5 cm große, meistens aber kleinere und dann oft in Massen auftretende Art in Muschelkalk und Lettenkeuper. Die Oberklappe ist flach oder stark gewölbt, nur konzentrisch oder auch radial skulptiert. Die Unterklappe ist meistens mit der ganzen Fläche aufgewachsen, kommt manchmal – so in der „Bank der kleinen Terebrateln“, mo 3 – aber auch mit nur begrenzter (oder ganz fehl-

---

f: Auf *Ceratites* aufgewachsene *Placunopsis*-Unterklappen, eine davon mit geradem Schloßrand (recta nova var.), gemäß der vermutlichen Lebensstellung (Hinterende nach oben; von SEILACHER in ZIEGLER 1971) wiedergegeben. Hauptmuschelkalk mo_3, Dolomitische Mergel, Nitzenhausen, Stbr. Trender. Muschelkalk-Museum HAGDORN, Ingelfingen (MHI) 1184. – Etwas vergrößert.

ender?) Anwachsfläche frei vor und entspricht damit „*Ostrea schübleri* ALBERTI“ bei GOLDFUSS. Die Schale aufgewachsener Exemplare ist zunächst papierdünn, verdickt sich aber mit dem Wachstum in der Fläche und – insbesondere (aber nicht nur) bei Raumnot – an den Rändern. Allein erhaltene Randwülste bilden „wunderbar verschlungene Figuren“ (v. SCHAUROTH 1861) und wurden sogar einmal als „*Serpula serpentina*“ mißdeutet (SCHMID & SCHLEIDEN 1853). Stoßen untere Klappen während des Wachstums aneinander, so biegen sich ihre Ränder oft gegenseitig hoch. Manchmal ist die ganze Innenfläche der Unterklappen trotz glatter Unterlage unregelmäßig gehöckert, wofür sich ebenso an genetische wie an äußere Verursachung denken läßt (forma tuberosa).

Der Umriß ist ohne Raumnot oval, bei gegenseitiger Drängung aber rechteckig bis polygonal, wie das seit GOLDFUSS immer wieder abgebildet wurde (Taf. 1, Fig. 2), und meistens nach rückwärts, manchmal aber auch nach vorn stärker ausgedehnt. Der „Schloßrand“ bildet einen meist stumpfen (seltener spitzen) Winkel, wobei er nach hinten flacher als nach vorn verläuft. Er kann aber auch gerade sein (Abb. 1f). Vor und hinter dem Wirbel lassen sich gelegentlich schmale innere Leisten beobachten, die in sehr spitzem Winkel zum Rand verlaufen (Abb. 1c). MEISCHNER (1968) meint vermutlich etwas Ähnliches, wenn er bei „alten Klappen in der Nähe des abgestutzten Wirbels an Vorder- und Hinterrand je eine längliche, randparallele Grube“ beobachtet hat.

Placunopsis ostracina als Siedler

Allomorphe Skulpturen sind nicht selten, aber meistens zart, weil sich die Ansiedlung von *Pl. ostracina* auf Unterlagen mit nur schwachem Kleinrelief (Ceratiten, *Germanonautilus, Pleuronectites laevigatus*) zu beschränken pflegt (LINCK 1956). M. SCHMIDT (1928) erwähnt und zeichnet auch Allomorphie nach der Berippung vermutlich von *Myophoria*.

Das Aufwachsen erfolgte machmal schon zu Lebzeiten der Trägertiere, wie sich aus der Orientierung (GEISLER 1938; MEISCHNER 1968; HAGDORN & SIMON 1985, Abb. 40) sowie bei *Ceratites* gelegentlich auch durch Einschluß unter einer fortwachsenden Gehäusewindung ergibt (LINCK 1956; BACHMANN 1979: Abb. 3a–b). MEISCHNER gelang es, durch diffizile geometrische Auswertung der Aufwachsrichtungen altersverschiedener *Placunopsis*-Kolonien auf einem Ceratiten die viermal wiederholte Besiedlung zu dessen Lebzeiten und dann noch eine zweimalige Besiedlung nach seinem Absterben – auf dem noch schwebenden und dem dann schon am Boden liegenden Gehäuse – zu ermitteln!

Die Ceratitenschalen sind ebenso wie das aragonitische Hypostrakum der *Placunopsis*-Schale diagenetisch aufgelöst; nur das kalzitische Ostrakum ist erhalten.

Erwähnt sei noch, daß WARTH (1979) in vielen der aufgewachsenen Jugendexemplare eher *Enantiostreon* vermutete, was bei der Merkmalsarmut solcher Jugendschalen vielleicht nicht auszuschließen ist. Auch kleine, glatte Ostreen, die auf jurassischen Nautilen und Ammoniten gedrängt siedeln, bieten einen ganz ähnlichen Anblick wie *Placunopsis*-Kolonien im Muschelkalk.

DUVINGER (1985) hat das Wachstumsmosaik von *Placunopsis*-Kolonien in ihrer Abhängigkeit von der Dichte des larvalen Befalls eines Substrats untersucht. Bei genügend freiem Raum vermag sich jedes Individuum optimal nach den tropischen Faktoren Licht, Strömung und Nahrungszufuhr auszurichten, während gegenseitiger Berührungsdruck zu einer Anordnung nach dem Muster sich verzahnenden vierblättrigen Klees – d. h. Raumnutzung in acht Richtungen – führt (bzw. führen kann!). Mit der Meeresverflachung gegen Ende der Muschelkalkzeit wächst die Zahl der von *Placunopsis* besiedelten Cephalopodengehäuse. Damit stimmt überein, daß Tan & Hudson (1974: 107, 119) *Placunopsis* aus randmarin-brackischer Fazies der mitteljurassischen Great Estuarine Series Schottlands nennen, obwohl mindestens in Jura und Kreide auch voll- oder nahezu vollmarines Milieu zu ihren Biotopen gehört (Hallam 1975: 51).

Assmann (1916) erwähnt *Pl. ostracina* als häufige Siedler auf den Geröllen der Konglomeratbänke des unteren Wellenkalks (mu). Mägdefrau (1932) fand sie auf einer zuvor von *Trypanites*-Bohrgängen durchsetzten Bank aufgewachsen. Müller (1955) fand allseitig von ihr umwachsene, also wiederholt gewendete Scheibengerölle (vgl. die „Rollriffe“, s. u.) im Muschelkalk, Schwarz (1970) einen von Placunopsiden besiedelten mu-Hartgrund.

In tonigen Lagen des Hauptmuschelkalks finden sich häufig freie, doppelklappige Exemplare ohne erkennbare Anwachsfläche. Ob sie frei gelebt haben, bleibe dahingestellt. Struve (1980) beschrieb isolierte, nicht (mehr) an einem Substrat angeheftete Exemplare des in der Regel fixosessilen Brachiopoden *Davidsonia* aus dem rheinischen Devon und vermutet, daß sie einem verfestigten Schlamm oder vergänglicher organischer Substanz aufgewachsen waren, ohne daß sich eine erkennbare Anwachsfläche bildete. „Die Nicht-Festzementierung im fossilen Zustand ist demnach nur mit Einschränkungen zur Trennung von Gattungen und Arten brauchbar.“ Wir werden aber im Jura Fällen begegnen, wo freie Lebensweise, vielleicht sogar als Artmerkmal, wahrscheinlich ist.

Placunopsis ostracina als Riffbildner

Die bekannten *Placunopsis*-Riffe – G. Wagner (1913: 151) nannte sie „Austernknollen, -stotzen und -riffe“ – konnten „en miniature“ um Dezimetergröße „ganze Schichtflächen bedecken“, aber auch mannshoch werden und bestehen dann oft aus einem Verbund einzelner Riffpfeiler. Spätere Beschreibungen gaben G. Mayer (1959), Hölder (1961), Krumbein (1963), Gwinner (1968), Kelber (1974). Hagdorn (1982) beschrieb Übergänge zwischen Biostromen und Biohermen und die Bindung der Riffe des fränkischen Muschelkalks an den flachen Hang einer untermeerischen Schwelle. Hagdorn & Simon (1985) erwähnen gar 6 m hohe Riffe aus dem Hauptmuschelkalk Unterfrankens, Duchrow & Groetzner (1984) kleine *Placunopsis*-Bioherme aus dem des Osnabrücker Berglandes.

G. Wagner (1936; 1960: 673, Taf. 108) nahm 20–25 Muschelgenerationen je Riff-Zentimeter an und schloß daraus auf die Bildungsgeschwindigkeit des umgebenden Sediments sowie des Hauptmuschelkalks überhaupt, die mit vermutlich 5 Mio Jahren aber höher als nach seiner Vermutung (1,6 Mio) anzusetzen ist (Hagdorn & Simon 1985: 49).

Eine Merkwürdigkeit sind die mit den erwähnten Knollen gemeinten faust- bis kopfgroßen „Rollriffe“ (Hölder 1962), die durch vielfach wiederholte Umwendung *Placunopsis*-besiedelter und immer dicker umkrusteter Ceratitengehäuse in bewegtem Wasser entstanden (Sturmsedimente, „Tempestite“, wie sie neuerdings besonders für die Schalentrümmerbänke des Muschelkalks herangezogen werden) (Abb. 2). Nach Eintritt der Ruhelage konnten auch sie zum Pfeilerwachstum übergehen.

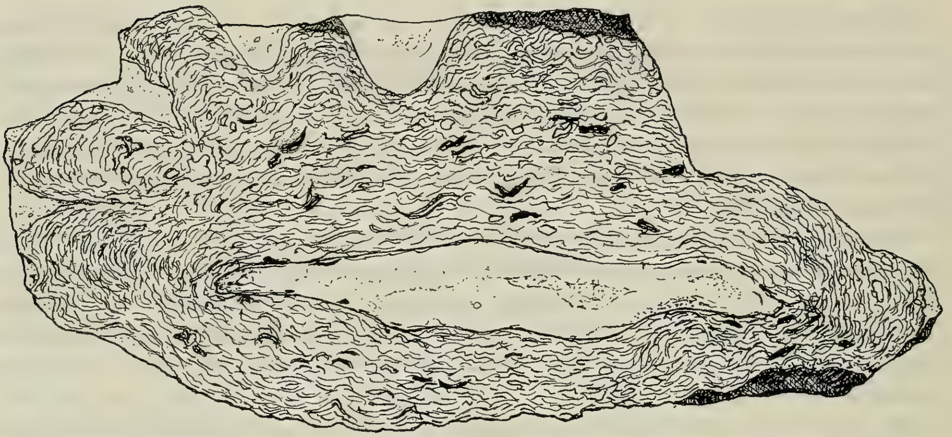


Abb. 2. *Placunopsis*-Rollriff um vermutlichen, deformierten Ceratiten-Steinkern im Anschnitt. Das kleine Riff (Dm 16 cm) wurde bei stürmischem Seegang lange Zeit immer wieder umgelagert, wobei es allseitig gleichmäßig wuchs, ehe es unter der Eigenlast zur Ruhe kam, deshalb nur noch auf der Oberseite weiter besiedelt werden konnte und dabei die für *Placunopsis*-Riffe charakteristischen Pfeiler bildete. Hauptmuschelkalk mo2/mo3, basale Mergel der Hauptterebratelbank, Künzelsau-Garnberg. Geol.-paläont. Inst. Univ. Münster B6. A–3.3. Leg. et ded. Dr. H. HAGDORN, Ingelfingen. – × 0,8.

Außerhalb der Ostreiden ist bei Muscheln die Fähigkeit zum Bau von Riffen, wie sie *Placunopsis* besitzt, eine Ausnahme. Lediglich bei *Enantiostreon* kommen ebenfalls kleine Bioherme durch Übereinanderwachsen vor.

2.2.2. Weitere Trias-Placunopsiden

„*Placunopsis*“ *matercula* (QUENSTEDT 1852)

*1852 *Anomia matercula*. – QUENSTEDT: Hdb. Petref.-Kde., S. 504, Taf. 40, Fig. 36.
1954 *Placunopsis matercula* (QUENST.) – SEILACHER: Neues Jb. Geol. Paläontol. Mh. 1954: S. 167, Abb. 3.

Die wulstigen Radialrippen und eine einzelne schräge, von SEILACHER beobachtete, Crure dieser kleinen, häufig auf *Lima lineata* (SCHLOTH.) aufgewachsenen Muschel des Unteren Muschelkalks sind für *Placunopsis* untypisch und lassen die Zuordnung zu dieser Gattung, der sich auch SEILACHER nur mit Vorbehalt anschloß, fraglich erscheinen.

Placunopsis plana GIEBEL

Abb. 4a–c

*1856 *Placunopsis plana* GIEBEL. – GIEBEL: Lieskau, S. 13, Taf. 2, Fig. 6 und Taf. 6, Fig. 2–3.
1928 *Placunopsis plana* GIEBEL. – M. SCHMIDT: Lebewelt Trias, S. 165, Abb. 358 (unter Einschluß von *Pl. gracilis* und *obliqua* GIEBEL sowie *Pl. tenuistriata* ASSMANN 1915).
1954 *Placunopsis plana* GIEBEL. – SEILACHER: Neues Jb. Geol. Paläontol. Mh. 1954, S. 169, Abb. 4.

Weitere Synonyma s. ASSMANN 1937 (*gracilis* GIEBEL, *obliqua* GIEBEL, *tenuistriata* ASSMANN 1915). Die Art ist aus dem Unteren Muschelkalk beschrieben.

Kleine Muschel von oft rundlichem, aber doch stark wechselndem Umriß (M. SCHMIDT 1928, Fig. 358a–e) mit glatter Wirbelregion und der auswärts sich ein-

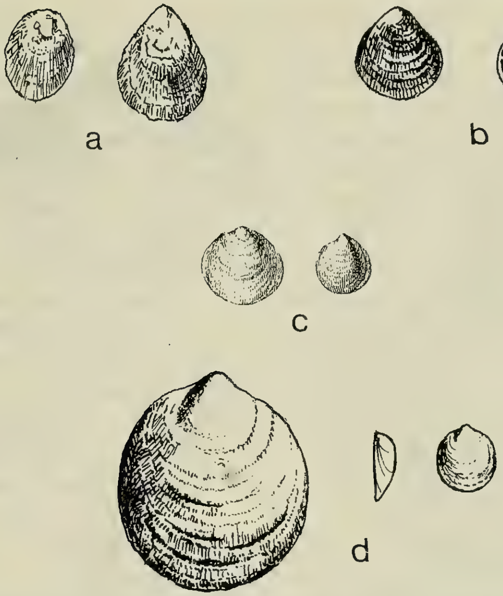


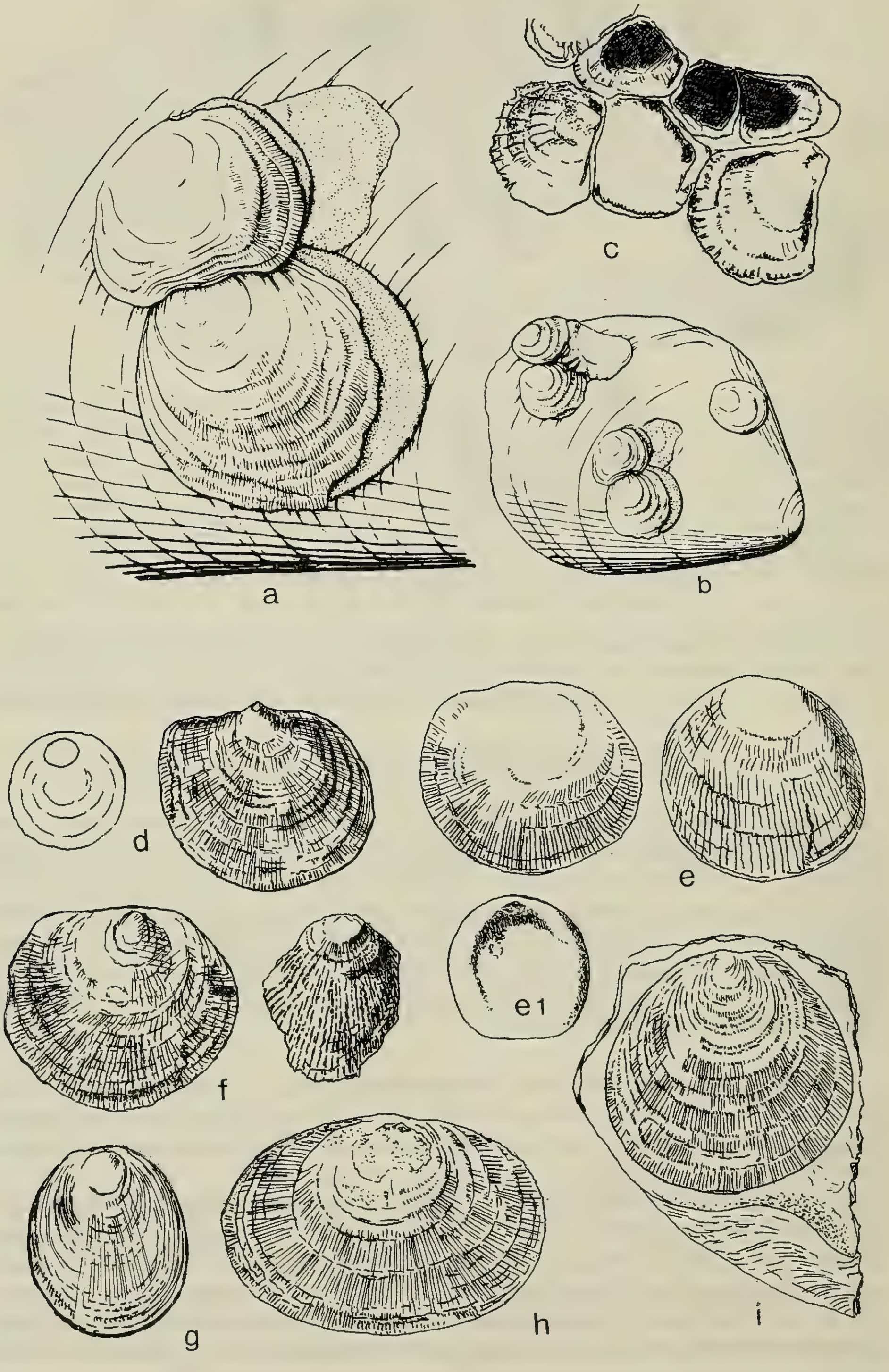
Abb. 3. Placunopsiden der alpinen Trias (Nachzeichnungen).
a: *Anomia alpina* Winkler 1859, Taf. 1, Fig. 1a–b. *Contorta*-Rhät bei Garmisch. – × 1.
b: *Ostrea filicosta* n. sp. – Benecke 1868, Taf. 2, Fig. 6–7. Muschelkalk von Recoaro. – × 1.
c: *Anomia schafhäutli* Winkler 1859, Taf. 1, Fig. 2a–b, *Contorta*-Rhät bei Garmisch. – × 1.
d: *Anomia schafhaeutli* Winkler. – Dumortier 1864, Taf. 12, Fig. 14. Infra-Lias, Planorbis-Zone, Rhonebecken. – × 1 und links daneben × 3.

stellenden typischen *Placunopsis*-Skulptur zarter, an den konzentrischen Falten etwas gebrochener Radialrippen. Formtyp, der sich im Jura mit den Arten *striatula, fibrosa, gingensis, lycetti* und *radiata* vielfach wiederholt. Seilacher (1954) schildert die von *Pl. ostracina* abweichende Skulptur und Siedlungsökologie und trat damit ebenso wie schon Assmann (1937) der von M. Schmidt (1928) erwogenen Vereinigung beider Arten entgegen (für die dieser sich zu Unrecht auf O. v. Linstow bezog). Nach Giebel sowie nach v. Seebach (1861) besitzt *M. plana* eine dreieckige Ligamentgrube unter dem Wirbel.

Eine vielleicht noch zartere und dichtere Radialberippung als *plana* zeigt *Pl. rugosa* Sandberger 1890. M. Schmidt (1928, Fig. 359) hat die fehlende Abbildung des Originals nachgeholt mit dem Bemerken, daß eine Trennung von *plana* schwierig, ja gar eine Vereinigung beider mit *ostracina* zu erwägen sei.

Im alpinen Muschelkalk von Recoaro ist die kleine, radial berippte *Placunopsis filicosta* Benecke 1868 (unsere Abb. 3b) mit etwa rechtem Schalenwinkel unter dem Wirbel häufig, der *Pl. teruelensis* Wurm (1911; mit an einer von Wurms Figuren sogar spitzem solchen Winkel) aus dem Muschelkalk von Aragonien ähnlich ist.

Aus den rhätischen Contorta-Schichten der Alpen beschrieb Winkler (1859) „*Anomia alpina*“ und „*Anomia schafhäutli*“, die sich beide zu *Placunopsis* stellen lassen.


c
a
b
d
e
f
e1
i
g
h

Placunopsis alpina (Winkler S. 5, Taf. 1, Fig. 1a–c; unsere Abb. 3a) zeigt 12–20 mm hohe, im allgemeinen flache, ovale, aber sehr variable Schälchen, ohne daß sich Anhaltspunkte für die Unterscheidung von Ober- und Unterklappen ergaben. Der mehr oder minder ausgeprägte Wirbel liegt etwas einwärts vom Rand; der Schloßrand verläuft fast gerade, abgerundet oder gar spitzwinkelig. Die Skulptur besteht aus zarten, dichten, geraden, mit dem bloßen Auge kaum sichtbaren Radialrippchen und unregelmäßigen konzentrischen Falten. Winkler hielt Quenstedts größere und im Habitus plumper erscheinende „*Anomia*?" (Jura 1856, Taf. 1, Fig. 16), an der er ebenfalls feine radiale Streifung sah, für artgleich. *Pl. filicosta* und *teruelensis* (s. o.) sind *alpina* sicher sehr ähnlich. *Pl. alpina* wird auch aus den rhätischen Contorta-Schichten des Aust-Kliffs am Severn in Südengland genannt (Th. Wright: Lias ammonites of the British Isles I, 1878: 9, 13).

Placunopsis schafhäutli (Winkler 1859: 5, Taf. 1, Fig. 2a–b; unsere Abb. 3c) ist eine regelmäßigere ovale Form als *alpina* vom gleichen Fundort bei Garmisch, die eine „feingekörnelte Schalenoberfläche" mit aus „Körnern" bestehenden Radialstreifen zeigt. Über *Placunopsis kuzniari* Goetel aus dem Rhät der Tatra s. Goetel (1916).

Stoppani (1860–65, S. 138, Taf. 32) beschrieb als häufige Fossilien der Contorta-Schichten der Lombardei „*Anomia*" *schafhäutli* sowie eine *Anomia mortilleti* Stopp. Der Vergleich der im Umriß sehr variablen *mortilleti*-Figuren mit manchen Formen

Abb. 4. Ähnliche *Placunopsis*-Vertreter aus Muschelkalk und Jura.

a–b: *Placunopsis plana* Giebel 1856 auf *Lima lineata*. Unterer Muschelkalk (Wellendolomit), Grüntal b. Freudenstadt.
a. Zwei erwachsene Exemplare, Unterklappe punktiert (× 2), Ausschnitt aus der orientiert aufgewachsenen Kolonie von b (× 1/2).
Aus Seilacher 1954, Abb. 4 (Geol.-paläont. Inst. u. Mus. Univ. Tübingen (GPIT) La 1041/3, 1041/12).

c: *Placunopsis ostracina* (v. Schloth.), Ausschnitt aus Goldfuss 1834–40, Taf. 79, Fig. 1 (*Ostrea placunoides* Münster), links radial berippte Oberklappe auf verdeckter Unterklappe, rechts davon Unterklappen von innen ohne und mit radial beripptem Rand. (Eine Abbildung mit randlich radial berippten Unterklappen gab auch Langenhan 1903, Taf. 10, Fig. 3).

d: *Placunopsis striatula* (Oppel) („*Anomia*"). Nachzeichnung nach Terquem & Piette 1865, Taf. 14, Fig. 5; vermutlich linke Oberklappe. Über die runde Nebenfigur siehe Text. Sinemurium, Lothringen.

e: *Placunopsis jurensis* (Roem.) Morris & Lycett 1853, Taf. 1, Fig. 8 = *fibrosa* Laube 1867. Zwei Oberklappen.
e1) Unterklappe von innen (Fig. 8b) mit von Morris erwähnter Ligamentgrube. Bajocium – Bathonium des englischen Juras.

f: *Placunopsis fibrosa* Laube, ziemlich flache und Bruchstück einer gewölbteren, in beiden Fällen vermutlich oberen Klappe. Bathonium, England. Nachzeichnung nach Treatise Invert. Paleontol. N381, Fig. C100, 4a–b. – × 1. (Vgl. Taf. 2, Fig. 1.)

g: *Placunopsis oblonga* Laube 1867, Taf. 1, Fig. 8 (= *semistriata* Bean 1839). Mittlerer Jura, Balin b. Krakau. Nachzeichnung. – × 1.

h: *Placunopsis lycetti* P. de Loriol 1867, Taf. 11, Fig. 5 (Nachzeichnung); Holotypus (Oberklappe, breite Varietät). Portlandium, Boulogne-sur-Mer. – × 1.

i: *Placunopsis lycetti* P. de Loriol in Loriol & Pellat 1875–76, Taf. 25, Fig. 9 (Nachzeichnung). Oberklappe, schmalere (kreisrunde) Varietät, im Innern einer Ostreenklappe aufgewachsen, Unterklappe also verdeckt. „Virgulien", Kimmeridgium, Boulonnais. – × 1.

des im folgenden dargestellten jurassischen Verwandtenkreises von *Placunopsis striata* (OPPEL) (unsere Abb. 4d rechts) – *Pl. fibrosa* LAUBE (unsere Taf. 2, Fig. 1) – *Pl. lycetti* DE LORIOL (unsere Abb. 4h, i) zeigt die Ähnlichkeit triassisch-jurassischer Formen, soweit sie radial skulptiert sind. Das gleiche gilt für den Vergleich von WINKLERS *alpina*-Figuren (unsere Abb. 3a) mit manchen unserer Abbildungen von *Pl. radiata* (PHILLIPS) (z. B. Abb. 9c, d).

2.3. *Placunopsis* im Jura

Im Unterjura erlischt, soweit bekannt, der im Muschelkalk so verbreitete riffbildende Muscheltyp der *Placunopsis ostracina* ohne oder mit spärlicher Radialberippung und mit dem so charakteristisch aufgebogenen Rand sich drängender Unterklappen. Die letzten, vermutlich immer noch von dieser Art gebildeten *Placunopsis*-Riffe fanden sich bisher in einem Muschelkalk-ähnlichen, splitterharten, hellen dolomitischen Mittellias-Kalk Südspaniens. (S. 19). Im übrigen epikontinentalen Jura fehlen sowohl mit dem Muschelkalk verwechselbare Gesteine als auch diese Muschel. Dagegen setzt im Jura der „eigentlichere" *Placunopsis*-Typ mit zarter, an *Pl. plana* (Abb. 4a–b) erinnernder Gitterskulptur variantenreich, aber ohne evolutiven Merkmalstrend, fort. Das Fehlen von Radialskulptur ist teils erhaltungsbedingt oder kennzeichnet es Formen fragwürdiger Zugehörigkeit zu *Placunopsis* (*munieri, valdensis, duriuscula, monsbeliardensis*).

Größere zeitliche Lücken sind im Auftreten von *Placunopsis* nicht zu erkennen, da trotz des spärlichen Materials wenigstens Einzelfunde in allen stratigraphischen Stufen vorkommen. Ähnliche, aber stratigraphisch getrennte Formen bleiben hier in Anbetracht des spärlichen Fundguts auch taxionomisch noch getrennt (s. S. 45).

2.3.1. *Placunopsis* im Unterjura

Unsicher definierbare Lias-Formen

Im Adneter Lias nennt PRISKA SCHÄFER (1980) *Placunopsis* als häufigen Bestandteil einer Muschelbank im Korallenriff-nahen Bereich. Nach brieflicher Auskunft von Frau SCHÄFER handelt es sich wahrscheinlich noch um *Placunopsis alpina* (WINKLER). DUMORTIER (1864: 84, Taf. 13, Fig. 12–14) hat eine sehr symmetrisch-ovale, kleine Form mit dichter, radialer, von konzentrischen Anwachslinien unterbrochener Rippelung aus der Planorbis-Zone des Rhonebeckens als „*Anomia schafhaeutli*" abgebildet und beschrieben, obwohl er die Gattung *Placunopsis* kannte und ihr seine neue, der Radialskulptur entbehrende Art *munieri* (S. 20) zuordnete (was für *schafhaeutli* eigentlich viel näher gelegen hätte). Unter Berücksichtigung einiger Variabilität darf jedenfalls gesagt werden, daß die *Placunopsis*-Arten *alpina, schafhaeutli* und *ostracina* die Trias/Jura-Grenze noch überschreiten.

Kleine, dünnschalige Formen aus dem Unterlias Lothringens wurden von TERQUEM (1855) und TERQUEM & PIETTE (1865) als *Anomia irregularis, A. nuda* und *A. pellucida* beschrieben, von HÖLDER (1940) aus Muschelanreicherungen um Treibhölzer im schwäbischen Angulaten-Sandstein als *Anomia moehringensis, A. minima* und ?*Anomia*. Die Mehrzahl auch dieser Formen dürfte zu *Placunopsis* gehören. Da aber bei TERQUEM & PIETTE (s. HÖLDER 1940: 242) einige Verwechslungen zwischen Text und Figuren vorliegen, und da ich selbst – in Nomenklaturfragen seinerzeit noch unerfahren – den Regeln der Artaufstellung damals nur ungenügend nachkam, auch *Pl. nuda* und *Pl. minima* vermutlich nur skulpturlose Jugendschälchen betreffen, ist auf diese Namen eines kleinen und wie immer bei *Placunopsis* variablen Formenkreises von sowohl schiefem als auch symmetrisch gerundetem Umriß kein Wert zu legen. O. Kuhn (1935) erwähnte die lothringischen „Arten" auch aus dem schwäbischen Unterlias. Drei flach gewölbte Oberklappen solcher Kleinformen, von denen wenigstens ein Exemplar eine zarte Andeutung der Gitterskulptur zeigt, sitzen über ihren unsichtbaren, flachen Unterklappen auf einem *Entolium* aus dem Unterlias von Waddington, Lincolnshire (Brit. Museum L. 87208).

Eine nur konzentrisch skulptierte, aber doch ähnliche Form aus dem schwäbischen Lias alpha, deren Wirbel den Schloßrand gerade noch erreicht, hat Quenstedt (1852, Taf. 40, Fig. 37; 1885, Taf. 59, Fig. 17) als „*Placuna*" abgebildet.

Eine deutlich andere, längere Form zeigt Quenstedts „Jura" (1856, Taf. 12, Fig. 19) als „runde glatte *Anomia*" auf *Gervilleia betacalcis* Qu. aus dem Lias-alpha-Ölschiefer von Ofterdingen, „wie wir Ähnliches in so vielen Schichten wiederfinden" (obwohl ähnliches im Lias und Dogger selten sein dürfte). Die zart konzentrisch skulptierte, offenbar obere Klappe („glatt" bezieht sich auf das Fehlen radialer Rippung) zeigt fast symmetrischen Umriß mit gleichmäßig gerundetem Stirnrand und in der Mitte des schwach gewinkelten Schloßrands gelegenem Wirbel.

Über *Anomia striatulocostata* Oppel (Juraformation § 14, 115), die auch Brauns (1871: 404) aus dem nordwestdeutschen Lias erwähnt, ist nichts Näheres bekannt.

Aus dem Mittleren Lias dürfte *Anomia numismalis* Quenstedt (Jura 1856: 311, Taf. 42, Fig. 9; unsere Abb. 9e) mit geradem Schloßrand und feiner Gitterskulptur zu *Placunopsis* gehören.

Die bis „handgroße" *Anomia opalina* Quenstedt (1856: 310, Taf. 42, Fig. 12; 1885: 767) mit nach Quenstedts unsicherem Eindruck „sehr dünner, in die Oberschale hineingedrückter Unterschale" bedürfte besonderer Untersuchung. Der Augenschein des in Tübingen noch vorhandenen Stücks aus dem Teufelsloch bei Bad Boll scheint mir eher für eine einfache Liostreen-Klappe zu sprechen. Quenstedt scheint das selbst nicht ganz ausgeschlossen zu haben.

Placunopsis-Kleinriffe im Lias

Aus dem Sinemur/Pliensbachium-Grenzbereich des südostspanischen Subbetikums von Murcia beschrieben Turnšek, Seyfried & Geyer (1975: 123–127, Taf. 8) ein Biostrom aus Brachiopoden sowie Korallen- und Hydrozoenstöcken, deren manche von kuppel- und keulenförmigen *Placunopsis*-Kleinriffchen bis 20 cm Durchmesser überwachsen sind. Freie Klasten konnten anfangs allseitig besiedelt werden (Rollriffe), dann aber unter dem wachsenden Gewicht zur Ruhe kommen und ebenfalls Kleinriffe bilden (Taf. 6). So große *Placunopsis*-Riffe wie im Muschelkalk wurden hier nicht beobachtet, Pfeilergliederung nur ausnahmsweise. (Turnšek et al. 1975 erörtern auch die diagenetischen Vorgänge.)

Unterschiede dieser frühjurassischen Riffbildner zu *Placunopsis ostracina* sind bisher nicht bekannt. Allerdings ließ sich die Oberfläche der in eine dicke biomikritische Kalkbank fugenlos eingebetteten Riffchen laut brieflicher Mitteilung von Professor H. Seyfried im Unterschied zu den Vorkommmen im Muschelkalk bisher nicht beobachten. Damit steht auch ein Vergleich der Flächenansicht der *Placunopsis*-Schälchen noch aus, die bei dem liassischen Vorkommen nur im Anschnitt sichtbar sind.

Placunopsis striatula (OPPEL)

Abb. 4d

*1856 *Anomya striatula.* – OPPEL: Juraformation, S. 107.
1865 *Anomia striatula,* OPP. – TERQUEM & PIETTE: S. 13, Taf. 14, Fig. 5.
1935 „*Anomia*“ *striatula* OPP. (TERQU.) – KUHN: Jh. Württ. **91**, Taf. 3, Fig. 3.

OPPEL, dessen Original aus dem schwäbischen Lias alpha in München leider nicht mehr existiert, gab nur eine kurze Beschreibung der durchaus *Placunopsis*-artigen Skulptur ohne Abbildung. TERQUEM & PIETTE beschrieben unter diesem Namen aus dem lothringischen Sinemurium eine etwas schief gerundete, mit feinen, dichtstehenden (20 je cm Stirnrand), regelmäßig dichotom gegabelten Rippen und konzentrischen Wülsten skulptierte Muschel, die sie mit der von OPPEL beschriebenen, aber nicht abgebildeten Form für artgleich hielten. Größte Länge 30 mm. TERQUEM & PIETTE halten die der OPPELschen Beschreibung entsprechende größere ihrer beiden Figuren für die obere, also linke Klappe, obwohl der Schloßrand dann vor dem Wirbel etwas länger als dahinter ist. Denn die untere (rechte) Klappe soll flach, glatt und von einem (Byssus-)Loch durchbohrt sein, wie das die vermutlich etwas unzulängliche kleinere Nebenfigur zeigt („tota superficie affixa, apertura orbiculari, magna“). Das Loch freilich spräche, wenn es so existiert, für eine echte *Anomia.* Auch HALLAM (1961: 145, 147) hält die Form aber für *Placunopsis.* Im englischen und französischen Lias soll diese nicht selten sein. Doch liegt im Britischen Museum nur ein Exemplar, das sich zu dieser Art rechnen läßt (L. 40678, Unterer Lias, Charmouth, Dorset). Es zeichnet sich durch seine Größe (Länge 46 mm, Höhe 40 mm) sowie einen deutlichen Wechsel stärkerer mit jeweils mehreren schwächeren Radialrippen der in typischer Weise etwas welligen, aber nur partiell erhaltenen Skulptur aus. Der Schloßrand ist stark beschädigt; doch dürfte diese ebenfalls vermutlich linke Klappe der Figur von TERQUEM & PIETTE etwa entsprechen. Im Gesamtbild läßt sich *Pl. striatula* von der Typusart *Placunopsis fibrosa* aus dem Mittleren Dogger wohl kaum unterscheiden, abgesehen davon, daß dort die Achsenasymmetrie umgekehrt zu liegen scheint (vgl. Abb. 4, d und f). Aber damit gerät man bei dem allgemein so stark variierenden Umriß von *Placunopsis* sowohl in der Trias wie im Jura immer wieder in Schwierigkeiten.

Eine nicht ganz so zart berippte Form aus dem oberen Lias beta von Balingen nennt OPPEL, ebenfalls ohne Abbildung, *Anomya liasina* n. sp. (Vgl. auch *A. striatulocostata* OPPEL, S. 19.)

Placunopsis (?) *munieri* DUMORTIER

Abb. 5a–b

*1864 *Placunopsis munieri* (nov. spec.). – DUMORTIER: Bassin du Rhône, Infra-Lias, S. 76, Taf. 14, Fig. 9.

Eine auf *Lytoceras* aufgewachsene, fast 5 cm lange Unterklappe aus dem Lias zeta des Hesselbergs (Frankenjura) mit Fremdskulptur gleicht in Umriß und fehlender Radialskulptur der kleineren DUMORTIERschen Figur. Die Orientierung ist schwierig. Falls die Bestimmung als *Placunopsis* mit rechts aufwachsender Schale zutrifft, strebt das Schalenwachstum stark nach unten oder – wenn der im Bild linke Rand dem Schloßrand entspricht – sogar nach vorn. Beides erscheint bei den individuell unterschiedlichen Einflüssen des Aufwachsens zwar möglich, doch ist zu fragen, ob die Deutung als links aufgewachsene Auster dann nicht näher liegt.

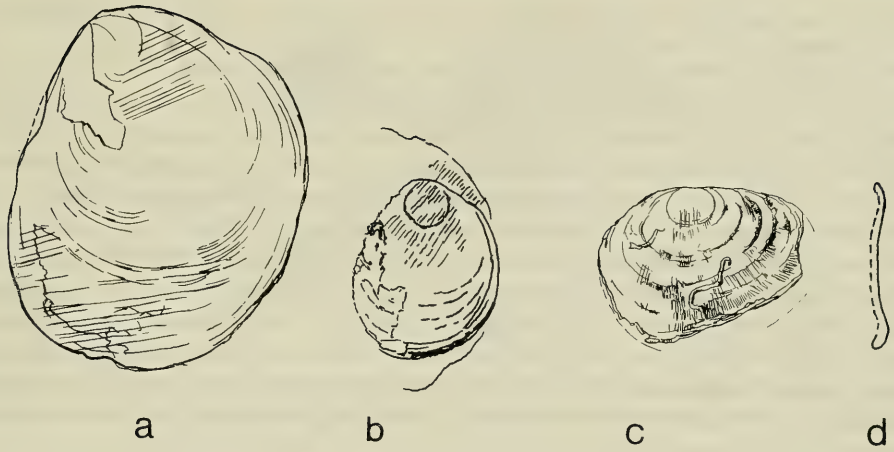


Abb. 5. a: *Placunopsis* cf. *munieri* Dumortier, auf *Lytoceras wrighti* aufgewachsene dünne Unterklappe von innen mit durchgepauster Anwachsstreifung des Ammoniten. Lias zeta (Ob. Toarcium), Hesselberg. Slg. Dr. R. Schlegelmilch, Aalen. – × 1.

b: *Placunopsis munieri* Dumortier 1864, Taf. 14, Fig. 9 auf *Lima valoniensis*, Unterklappe mit allomorpher (in der Nachzeichnung nur angedeuteter) Skulptur. Der kleine Kreis unter dem Wirbel scheint einer aufgewachsenen kleineren Muschelschale zu entsprechen. *Planorbis*-Zone, Unterlias, Narcel, Bassin du Rhône. – × 0,8.

c: *Placunopsis gingensis* (Quenstedt) mit Serpel-Bewuchs, linke (obere) Klappe mit dickem, vielschichtigem Schalenrand (Bruchrand). Brauner Jura delta (Mittl. Bajocium), Beuren b. Hechingen. Geol.-paläont. Inst. u. Museum Univ. Tübingen GPIT 1665/2. – × 1.

d: Konvex-konkaver Querschnitt eines der Abb. c ähnlichen Exemplars aus dem Cornbrash (Bathonium) von Scarborough, England. Schalendicke nur vermutet. Naturhist. Museum Brüssel. – × 1.

2.3.2. *Placunopsis* im Mitteljura

Der Formenkreis um *Placunopsis fibrosa* Laube und *Pl. gingensis* (Quenstedt) läßt sich bisher weder gegen die ältere *Pl. striatula* noch gegen jüngere Formen sicher abgrenzen, „stratigraphische Mitbestimmung" also noch nicht ganz vermeiden (S. 45). Die spezifische Bestimmung wird auch dadurch erschwert, daß es neben aufgewachsenen offenbar auch freilebende sowie sowohl rückwärts als auch vorwärts verlängerte Schalen gibt, falls man zur Deutung nicht abwechselndes Links- oder Rechts-Aufwachsen annehmen will.

Placunopsis fibrosa Laube

Abb. 4e, f; 6b, c; Taf. 2, Fig. 1; Taf. 3, Fig. 1–3

1853 *Placunopsis Jurensis* Roemer sp. – Morris & Lycett: Mollusca Great Oolite II, S. 8, Taf. 1, Fig. 8 (non *Placuna jurensis* Roemer 1836, S. 66, Taf. 16, Fig. 4).
*1867 *Placunopsis fibrosa* Laube. – Laube: Bivalven v. Balin, S. 16, Taf. 1, Fig. 7.
1868 *Placunopsis jurensis* (Roemer). – Eichwald: Lethaea Rossica II, S. 408, Taf. 19, Fig. 12.
1871 *Placunopsis jurensis* (Roemer). – Judd, Geol. Mag., 8, S. 356, Taf. 9, Fig. 1a, b.
1881 *Placunopsis calloviensis* Milachevitch: Materials for the Geology of Russia, 10, S. 162, 190. – [Nomen novum für *jurensis* (Roemer) bei Eichwald 1868]

1905 *Placunopsis jurensis* MORR. & LYC. – BENECKE: Abh. geol. Specialkt. Elsaß-Lothringen, n. F., H. 6, S. 154, Taf. 12, Fig. 2.

1952 *Placunopsis fibrosa* LAUBE. – COX: Lamellibr. Fauna of Cutch, S. 45, Taf. 4, Fig. 14.

Die Figur des in Wien leider nicht mehr auffindbaren Holotypus aus dem Dogger-Oolithkalk (Ob. Bathonium/Unt. Callovium) von Balin (unsere Taf. 2, Fig. 1) zeigt eine „in der Jugend mehr kreisförmige, im Alter ovale, mäßig gewölbte" Klappe mit nur sehr wenig vorstehendem, nach unten gebogenem Wirbel. „Die Oberfläche zeigt feine Radialstreifen [richtiger: Rippen], welche etwas knotig sind und wellig gebogen verlaufen; außerdem werden noch durch Zuwachsstreifen eine Menge Knötchen und Unebenheiten dazwischen hervorgebracht. Das Schloß konnte nicht beobachtet werden." (LAUBE). Zum Holotypus ist ergänzend zu bemerken, daß es sich offenbar um eine gewölbte, nach hinten ein wenig verlängerte obere (linke) Klappe handelt, an der die Kürze der – vor dem Wirbel ganz oder beinahe fehlenden – Schloßrandgeraden auffällt. Die ovale Form ergibt sich aus stärkerem Längen- als Höhenwachstum.

Schon OPPEL (1857: 196) hatte eine Abtrennung der MORRIS-LYCETTschen von der ROEMERschen *jurensis* für erforderlich gehalten und erstere ohne weitere Begründung *Placunopsis oolithica* MORRIS & LYCETT genannt, ein bei diesen Autoren selbst aber anscheinend nicht vorkommender Name. LAUBE (1867), der Artgleichheit zwischen *Pl. jurensis* (ROEMER) bei MORRIS & LYCETT und seiner *Pl. fibrosa*, obgleich noch mit Fragezeichen, vermutete, hatte deshalb bei der Neubenennung dieser Mitteljura-Form freie Hand. COX (1952) trat für volle Identität ein, zitierte aber auch die Verwendung des Namens *jurensis* statt *fibrosa* durch mehrere Autoren noch nach 1867 (s. obige Synonymieliste; außerdem STOLL 1934, MAKOWSKI 1952).

Diagnose von MORRIS & LYCETT (gekürzte Übersetzung): „Orbikuläre, irreguläre, dünne (papyracean), etwas lamellöse Schale; Wirbel der konvexen [oberen] Klappe submarginal, stumpf, gedrückt [d. h. kaum herausgehoben]. Radiale Rippen zahlreich, zart, geknotet, gewellt und durch Kreuzung mit den konzentrischen Laminae unregelmäßg eingedrückt [d. h. auf- und absteigend]. Unterklappe flach oder konkav, Oberflächenskulptur mit zahlreichen irregulären, geknoteten Radiallinien." Die durchgepauste Skulptur der Unterlage kann die Eigenskulptur verwischen. Schloßrand leicht gebogen bis ziemlich gerade. Häufig im Inferior Oolite, Fuller's Earth, Great Oolite [Bajocium-Bathonium] auf *Trigonia, Lima, Pecten.*

An dieser Diagnose ist die Beschreibung radialer Skulptur auch an der Unterklappe bemerkenswert. – Bei den *fibrosa*-Figuren von LAUBE und COX sowie bei *jurensis* MORRIS & LYCETT kommen auf 1 cm Stirnrand 12–18 Rippen, also weniger als bei der im Anschluß zu beschreibenden *Pl. gingensis* (QUENSTEDT). Dennoch erscheint die artliche Trennung bei der in Betracht zu ziehenden Variabilität von Rippendichte und Umriß sowie wegen möglicher Unterschiede der Erhaltung nicht gesichert.

Die Variabilität des Umrisses ergibt sich nicht nur aus dem Vergleich erwachsener Exemplare, sondern auch aus ihrem Verhalten während der Ontogenese: Dem schon oben zitierten, „in der Jugend mehr kreisförmigen, im Alter ovalen" Umriß des LAUBEschen Holotypus steht der in der Jugend mehr länglich-elliptische, später mehr kreisförmige Umriß des doch wohl artgleichen Exemplars BENECKES (1905) gegenüber.

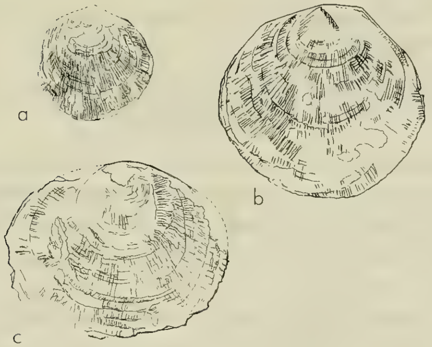


Abb. 6. a: *Placunopsis gingensis* (Quenstedt) („*Anomia*“), vermutlich Oberklappe, auf *Leioceras*. Brauner Jura alpha (Unteres Aalenium), Nenningen b. Göppingen. Slg. Fritz Sauter † – H. Hager (Aalen). – × 1.

b: *Placunopsis fibrosa* Laube, Oberklappe mit etwas erhabenem Wirbel über leicht gewinkeltem Schloßrand; Unterlage unbekannt. Mittl. Brauner Jura (Bajocium), „Beuren“ (bei Hechingen oder Neuffen), Geol.-paläontol. Inst. u. Museum Univ. Tübingen GPIT 1665/3 (aus der Slg. Wittlinger). – × 1.

c: *Placunopsis fibrosa* Laube auf *Parkinsonia gyrumbilica*, gewölbte Oberklappe. Brauner Jura epsilon (Ob. Bajocium/Unt. Bathonium), Oberdorf b. Bopfingen. Slg. Fritz Sauter † – H. Hager (Aalen). – × 1. Das Schalenwachstum scheint nach vorn (im Bild links) etwas stärker zu sein.

Placunopsis gingensis (Quenstedt)

Abb. 6a, 7a; Taf. 2, Fig. 2

*1858 *Anomia Gingensis*. – Quenstedt: Jura 1857, S. 379, Taf. 51, Fig. 9.

1888 *Placunopsis Gingensis* Quenstedt sp. – Schlippe: Bathon. oberrhein. Tieflande, S. 116, Taf. 1, Fig. 19.

Quenstedts Holotypus-Figur stellt eine rundliche, nahezu symmetrische Form dar, deren Wirbel in der Mitte des beiderseits flach abfallenden Schloßrandes zu liegen scheint. Das ist aber eine Rekonstruktion, da der an dem noch vorhandenen Original beschädigte Schloßrand auch gerade gewesen sein könnte. Der Stirnrand bildet einen Dreiviertelkreis. Die Berippung ist zart und dicht; auf 1 cm Stirnrand kommen etwa 30 Rippen, die gegen den Rand hin von kleinen, runden und länglichen Höckern besetzt sind, welche wie aufgefädelte Perlreihen erscheinen. Quenstedt spricht von „rauhen Streifen . . . zu fein, als daß man die Muschel zum [*Pecten*] *tuberculosus* stellen könnte“, dessen Grobrippen ähnliche, aber größere Höcker haben. Der nach 1 cm Wachstum von einem konzentrischen Wulst umgebene jugendliche Schalenteil dürfte sich skulpturell kaum von *Eopecten velatus* unterscheiden lassen.

Laube unterschied *gingensis* unter Hinweis auf deren „regelmäßigere“ (symmetrischere) Form und die angeblich „nicht gewellten Rippen“ von seiner *Pl. fibrosa*, ohne daß sich diese Unterschiede deutlich erkennen ließen. Die unterschiedliche Rippendichte dürfte die vorläufige Beibehaltung der beiden Arten aber rechtfertigen.

Der Holotypus stammt aus der *sowerbyi*-Bank (Brauner Jura unter-gamma, unterstes Bajocium) von Gingen im Filstal (Württemberg). Quenstedt berichtet von fast genau damit übereinstimmenden Exemplaren aus Mittel-Delta (Mittleres Bajocium) von Dettingen. Sie entbehren lediglich jener kleinen, von ihm für natürlich gehaltenen Ausbuchtung neben dem Wirbel, auf die er unter Vorbehalt („ich würde“) die

Zuweisung zu *Anomia* bezog, wobei es sich aber wahrscheinlich nur um einen Ausbruch am Schloßrand handelt.

Asymmetrische *fibrosa-gingensis*-Vertreter

Abb. 7a; Taf. 3, Fig. 1–3

Das aus dem Eisensandstein (Braunem Jura beta) der Ostalb stammende Exemplar (Taf. 3, Fig. 1) zeigt trotz nicht unversehrt erhaltenem Endumriß klar, daß sich aus dem gerundet-symmetrischen Jugendstadium eine einseitig asymmetrische Altersform entwickeln kann. Trotz der besonders dünnen Rippen besteht kein spezifisch zu wertender Unterschied zu *fibrosa.*

Die Figuren 2 und 3 lassen sich wegen der dichteren Berippung als entsprechend asymmetrische *gingensis*-Exemplare bestimmen. Sie sind beide mit der nur randlich bzw. im Anbruch sichtbaren, vermutlich glatten Unterklappe auf Belemniten aufgewachsen, womit sich auch der Zwang zur Streckung mit fortschreitendem Wachstum erklären läßt; galt es dabei doch, die lichtärmeren Flanken des Rostrums und den vielleicht schlammigen Meeresboden zu meiden. Fig. 2 erreicht das zusätzlich durch starke Wölbung der Oberklappe mit steilem Abfall zum Wirbelrand (s. Querschnittsskizze). Die in Fig. 2 auf das Oberende des Belemniten, in Fig. 3 umgekehrt auf dessen Spitze gerichtete Streckung entspricht dem von der zufälligen Lage der toten Rostren unabhängigen Aufwachsen der Muscheln.

Das Exemplar der Fig. 1 ist ohne Unterlage erhalten. Seiner insgesamt nur flachen Krümmung nach – sie ist in Wirbelnähe erst konvex, später leicht konkav, also resupinat – brauchte es sich nicht um eine gewölbte Oberklappe, sondern könnte es sich auch um die Unterklappe eines nicht-aufgewachsenen Exemplars handeln, ohne daß dieser Fall bei den *fibrosa-gingensis*-Funden freilich schon nachgewiesen wäre. Die Streckung wäre dann (Ukl = rechte Klappe) normal nach hinten erfolgt. Handelt es sich aber, was wahrscheinlicher ist, um eine isolierte, normalerweise linke Oberklappe, so hätte sich die Streckung nach vorn vollzogen. Das gleiche aber gilt, Rechts-Aufwachsen vorausgesetzt, auch für die Oberklappen von Fig. 2 und 3. Diese Fälle weisen also auf unter Sonderbedingungen, z. B. Richtung des Nahrungsstroms, erfolgte Umkehr der normalen Wachstumsrichtung. Das führt dann aber auch zu der Frage, ob es sich nicht um normal rückwärts verlängerte Oberklappen links aufgewachsener Exemplare handelt, bei *Placunopsis* also Austausch der aufwachsenden Klappen möglich ist, – was sich mangels beobachteter Muskeleindrücke freilich bisher nicht entscheiden läßt.

Diese Frage ist bekanntlich auch sonst gelegentlich offen. Man erinnert sich dabei an *Chama* (links) und *Pseudochama* (rechts aufgewachsen) sowie an die Diceraten, wo ähnliche Formen mit rechter bzw. linker Klappe aufwachsen, was dort allerdings zur wohl übertriebenen Unterscheidung mehrerer Unterfamilien (!) beitrug (Treatise Invert. Paleont. N 776–778). L. R. Cox (Treatise N 380) hält bei *Enantiostreon difforme* (= *Ostracites cristadifformis* v. SCHLOTH.) aus dem Muschelkalk, das meistens zu den Terquemiidae gestellt wird, wechselweises Rechts- oder Links-Aufwachsen für möglich, während SEILACHER (1954: 170 ff.) links aufgewachsene Exemplare dieser „Art“ als „*Alectryonia* sp.“ (= *Lopha*; Ostreidae) zu den Austern zog. Auch nach freundlicher brieflicher Mitteilung hält Herr SEILACHER eine im Einzelfall von der Regel abweichende, „durch Besonderheiten des Substrats aufgezwungene“ Wachstumsrichtung für wahrscheinlicher als innerartlichen Austausch der aufwachsenden Klappe.

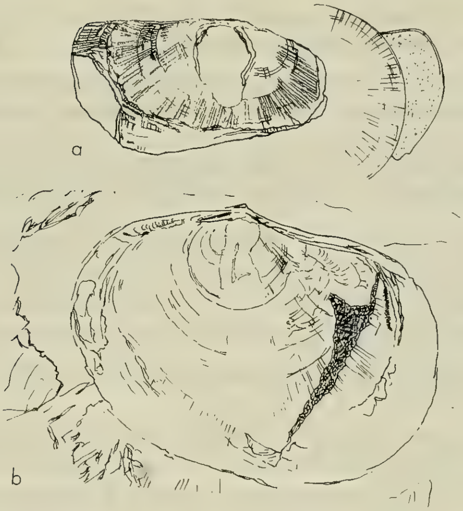


Abb. 7. a: *Placunopsis gingensis* (Quenstedt) auf Belemnit *Megateuthis* (rechts im Querschnitt). Hochgewölbte Oberklappe, vorwärts verlängert (oder links aufgewachsen?). Brauner Jura delta (Mittl. Bajocium), Schwäbischer Jura (auf Etikett F. A. Quenstedts Handschrift „*Anomia* cf. *gingensis*", ohne Fundort). Geol.-paläontol. Inst. Univ. Tübingen GPIT 1665/4. – × 1.

b: ? *Placunopsis* sp. (s. auch Taf. 5). Flach gewölbte dünnschalige Klappe von innen (scheinbare Schloßleisten eher durch Brüche vorgetäuscht), mit der vom Betrachter abgewendeten Außenseite in die Anwachsfläche einer großen *Liostrea eduliformis* eingesenkt, von dieser also überwachsen. Brauner Jura delta (Mittl. Bajocium), Aalen-Röthardt. Slg. Fritz Sauter † – H. Hager (Aalen). – × 1.

Ein noch komplizierterer Asymmetrie-Fall

Abb. 7b; Taf. 5

Eine zunächst rätselhafte, in ihrem Umriß für einen ersten Blick an eine Unionide erinnernde Muschel aus dem Braunen Jura delta von Aalen bedarf speziellerer Betrachtung und Deutung. Die am Schloßrand scheinbar vorhandene schwache Bezahnung wird durch Pressungsrisse nur vorgetäuscht. Es handelt sich vielmehr auch hierbei wahrscheinlich um eine asymmetrische *Placunopsis*-Klappe der *fibrosa-gingensis*-Gruppe, die – nur von der konkaven, glatten Innenseite sichtbar – mit der unsichtbaren, vermutlich skulptierten Außenseite in die große, fast glatte Anwachsfläche hinter dem Wirbel einer konzentrisch gerunzelten *Liostrea eduliformis* eingesenkt ist. Das geschah nicht durch (wenngleich nicht völlig auszuschließende) Drucklösung, sondern dadurch, daß sie von der *Liostrea* überwachsen, also in deren Aufwachs-Unterlage einbezogen wurde, auf der die *Placunopsis* mit ihrer Unterklappe schon vorher festsaß. Unterlage war wahrscheinlich die flache glatte Schaleninnenseite einer anderen, abgestorbenen *Liostrea eduliformis*, die samt der ihr aufsitzenden *Placunopsis*-Unterklappe für uns verloren ist. Die ganze „Geschichte" läßt sich, wie so oft in solchen Fällen, nur mittelbar rekonstruieren. Ist diese Deutung aber richtig, so ist die erhaltene obere Klappe entweder eine normal nach hinten gestreckte rechte oder aber die vorwärts gestreckte linke Klappe, womit sich abermals die oben schon erörterte Frage nach dem Rechts oder Links der aufwachsenden Klappe ergibt.

Placunopsis semistriata (Bean)

Abb. 4g (*oblonga* Laube), Abb. 9q

*1839 *Anomia semistriata* B. – Bean: Catalogue Fossils Cornbrash, S. 61, Abb. 21.
1867 *Placunopsis oblonga* Laube. – Laube: Bivalven Brauner Jura Balin, S. 16, Taf. 1, Fig. 8.
1911 *Placunopsis oblonga* Laube. – J. Roemer: Aspidoides-Schichten, S. 15, Taf. 2, Fig. 3.
1934 *Placunopsis oblonga* Laube. – Stoll: Pommersche Doggergeschiebe (keine Abbildung).

Der Umriß dieser zart skulptierten *Placunopsis* aus dem englischen Cornbrash nimmt schon früh die Form eines vom Wirbel zum Stirnrand sich streckenden symmetrischen, fast *Lingula*-ähnlichen Ovals an. Zu der Vorwärts- oder Rückwärtsstreckung anderer Formen tritt also der Fall einer Oben-Unten-Streckung, dem wir auch bei manchen oberjurassischen *Placunopsis*-Individuen wieder begegnen werden (Vgl. auch *P. munieri* Abb. 5a–b.)

Es war eine Überraschung, noch nach Abschluß des Manuskripts der vorliegenden Studie anhand einer vom Britischen Museum (Natural History) übersandten Kopie feststellen zu können, daß *Pl. oblonga* Laube aller Wahrscheinlichkeit nach mit *Anomia semistriata* Bean (1839) artgleich, erstere also präokkupiert ist. Der Schloßrand von Beans Figur entbehrt wohl, ähnlich wie bei *Pl. gingensis* (Quenst.), nur wegen nicht unversehrter Erhaltung der geraden Partie von Laubes *oblonga*-Figur. Das – bisher freilich spärliche – Fundgut (Balin bei Krakau, Pommern, Niedersachsen, Yorkshire) läßt sogar auf eine für den Oberen Dogger recht charakteristische Spezies von symmetrisch-oblongem Umriß schließen, weshalb der Name *oblonga* eigentlich treffender als *semistriata* wäre; weist letzterer doch lediglich auf die auch bei anderen Arten oft nur „halbe" Radialstreifung infolge der durch Abnutzung oft glatten Wirbelregion hin. – Ein gutes Exemplar von Balin liegt im Naturkunde-Museum von Berlin.

Der Holotypus scheint verloren zu sein. Ein im Britischen Museum liegendes, aber erst von späterer Hand als *Pl. semistriata* beschriftetes Exemplar mit weniger hochgestrecktem Umriß (Abb. 9r) ist nicht sicher zuzuordnen. Der Wirbel ist hier über dem geraden, aber nur über eine kleine Strecke erhaltenen Schloßrand etwas einwärts abgesetzt.

Eine problematische Muschelstruktur

Taf. 2, Fig. 3

In Hölder (1972: 212, Abb. 10; Taf. 28h) ist eine zarte, auf Belemniten aus dem Bajocium aufgewachsene Skulptur wiedergegeben, die vermutlich einer sessilen Muschel angehört. Ich habe sie damals, verleitet durch den von Cox eingeführten Begriff „threads" (Fäden) für die Rippen von *Placunopsis fibrosa* Laube, dieser Art zugeordnet, halte diesen Bezug jedoch inzwischen für fragwürdig, zumal der von Laube (1867) abgebildete, in Wien leider anscheinend nicht mehr auffindbare Holotypus außen eine ganz normale, keineswegs so absonderliche *Placunopsis*-Berippung trägt.

Ich beschreibe diese problematische Skulptur deshalb noch einmal: Über einer hautartig dünnen, der Oberfläche des Rostrums entsprechend glatten Außen- oder Basalschicht liegt ein mehr oder weniger dichtes Geflecht zarter Wülste, die in spitzen Winkeln zueinander verlaufen, sich gabeln, sich vermaschen und zu einem gestreckten Netzwerk verbinden können. Im Innern dieser feinen Wülste zeigen sich noch dünnere, nadelartige, aus Kalzit oder Eisenhydroxyd bestehende Füllungen von Hohlröhren. Die Wülste sind also der Basalschicht aufsitzende Hohlgrate, die aber ihrerseits wieder von einer ihr Relief ausgleichenden (inneren Schalen-)Schicht eingedeckt bzw. in diese eingeschmolzen werden.

An der Deutung als Muschelstruktur möchte ich festhalten. Es gibt ja, ohne daß sich eine funktionelle Rolle erkennen ließe, recht komplizierte Strukturen aufgewachsener Muscheln wie etwa in der Basalschicht der kretazischen *Pycnodonta vesicularis*. Der wenigstens angedeutete Umriß unserer Struktur mit gerade erscheinendem Schloßrand paßt im übrigen zu *Placunopsis*, und wer weiß, ob es sich nicht doch um eine Struktur ihrer bisher noch wenig bekannten Unterklappe handelt.

Vielleicht ließe sich allerdings auch an eine Craniiden-Skulptur denken. Doch fehlt ein Hinweis auf dann auch zu erwartende isolierte Oberklappen.

Placunopsis socialis Morris & Lycett

Abb. 8

*1853 *Placunopsis socialis*. – Morris & Lycett: Mollusca Great Oolite II, S. 7, Taf. 1, Fig. 9.

1907 *Placunopsis socialis* Morr. & Lyc. – Cossmann: Bathonien St. Gaultier. – Bull. Soc. géol. France (4) 7, S. 238, Taf. 8, Fig. 11–12.

Diese von Morris & Lycett (1853) aus dem englischen Great Oolite näher beschriebene, rundlich-ovale, im Umriß aber variable Form mit stark gewölbter Ober-, flacher Unterklappe und wenigen kräftigen, unregelmäßigen, konzentrischen Falten zeichnet sich durch ungewöhnlich zarte und dichtstehende radiale Skulpturelemente besonders der Oberklappe aus („lineis radiantibus subtillimis confertis"), die sich in diesem Falle wirklich als feine, etwas geknitterte Fäden („threads", s. S. 26), bezeichnen lassen. Die größten Exemplare sollen „7 lines" (= etwa 16 mm) Durchmesser erreichen.

Als *Pl. socialis* (Lamarck) etikettiertes Material liegt im Naturhistorischen Museum Brüssel aus den British Upper Estuarine Beds, wo diese Art, ihrem (dennoch so unspezifischen Allerwelts-)Namen entsprechend, offenbar gesellig vorkommt. Sie läßt, wie auch Morris & Lycett schon erwähnten, keinerlei Anwachsfläche erkennen, dürfte also frei gelebt haben.

Ob es Vorläufer und Übergänge zu der außergewöhnlich dichten Radialskulptur gibt oder ob sich diese sprunghaft in einem offenbar bald wieder erlöschenden Entwicklungszweig einstellt und worin ihre funktionelle Bedeutung zu suchen sein könnte, das sind einstweilen offene Fragen.

Cossmann (1907) beschrieb zwei gewölbte Klappen von *Pl. socialis* aus küstennahem Bathonium des Département Indre im Nordwesten des französischen Zentralplateaus, deren Oberfläche außer von den konzentrischen Anwachsstreifen von einer Menge dünner radialer Fäden bedeckt sei („de petits filets rayonnant en éventail, alternant de grosseux"), was ebenfalls auf die Beobachtung sehr zarter und dichter radialer Berippung hinweist, unter denen sich in diesem Falle einige stärkere Rippen hervorheben.

Cossmann vermißt dabei Funde der zugehörigen, vermutlich flachen Gegenklappe, die er als die obere bezeichnet und ohne deren Kenntnis er sich auf die Gattungsbestimmung noch nicht ganz festlegen möchte. Doch dürfte sich seine auf Morris & Lycett bezogene Bestimmung bestätigen lassen, wobei zu ergänzen ist, daß die flache (rechte) Klappe in diesem Fall freier, nicht aufgewachsener Lebensweise tatsächlich als die obere fungiert haben könnte (man vergleiche die frühjugendlich von der Anwachsfläche sich ablösende *Gryphaea*!). Freilich läßt sich dann auch

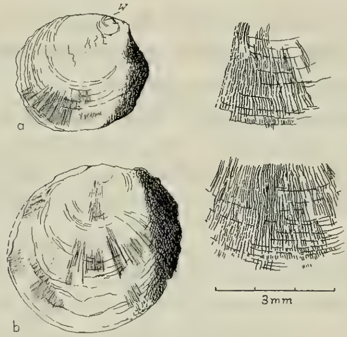


Abb. 8. *Placunopsis socialis* Morris & Lycett
a: gewölbte obere Klappe, — × 2, am mehrlagigen Stirnrand etwa 0,2 mm dick. W = Wirbel. Rechts die dichte Radialberippung, etwa × 5,5.
b: Flachere Unterklappe, — × 2. Rechts die dichte Berippung, etwa × 5,5. Upper Estuarine Beds (Bathonium), Ancaster, Lines (England). Naturhist. Museum Brüssel I.G. 20229.

mit der Frage spielen, ob wir in *Pl. socialis* nicht eine kleine Auster vor uns haben. Doch kommt ja, wie wir sahen, freie Lebensweise bzw. frühjugendliche Ablösung von der Unterlage auch bei *Placunopsis* vor.

Auf die kleine *Placunopsis ornata* Morris & Lycett (1853) (unsere Abb. 9f) aus dem englischen Great Oolite sei hier nur hingewiesen. Falls die Zuordnung zu *Placunopsis* stimmt, wäre sie aufgrund ihrer bedornten Rippen ein Sonderfall innerhalb der Gattung. Ihre Autoren dachten aber selbst schon an eine Spondylide.

2.3.3. *Placunopsis* im Oberjura

Unter dem verstreuten, einer ganzen Anzahl von Arten zugeordneten *Placunopsis*-Fundgut aus dem Oberjura versuchten zuerst Loriol & Pellat (1875—76: 233) eine Zusammenfassung, indem sie die Vereinigung der inzwischen als *Placunopsis* erkannten Arten *Placuna jurensis* Roemer 1936, *Anomia raulinea* und *A. nerinea* Buvignier 1852 sowie *Anomia undata* Contejean 1859 unter *Anomia suprajurensis* Buvignier 1852 erwogen. Sie waren dabei der irrtümlichen Meinung, Roemer hätte die Figur seiner *Placuna jurensis* ohne Beschreibung veröffentlicht und hielten sie deshalb für ein nomen nudum, was sie hinderte, *suprajurensis* durch den älteren Namen *jurensis* zu ersetzen. Schon Arkell (1929: 37) stellte demgegenüber fest, daß die (oft erwähnte!) Roemersche Beschreibung (1836: 66) existiert, *jurensis* also verfügbar ist.

Arkell erklärte *jurensis* aber für wahrscheinlich artgleich mit *Orbicula ? radiata* Phillips 1829 = *Placunopsis radiata* (Phillips 1875), unter der sich also — wenn man dem folgt und ohne daß Arkell selbst so weit gegangen wäre — alle oben genannten Arten sowie die von Arkell außerdem dazu gestellte Art *Pl. similis* Whiteaves 1861 vereinigen lassen. Arkell selbst schloß allerdings *Pl. suprajurensis* (Buvignier) ausdrücklich aus, bezog dagegen die von Blake & Hudleston (1877) neben *radiata* erwähnte *Pl. suprajurensis* in *radiata* ein.

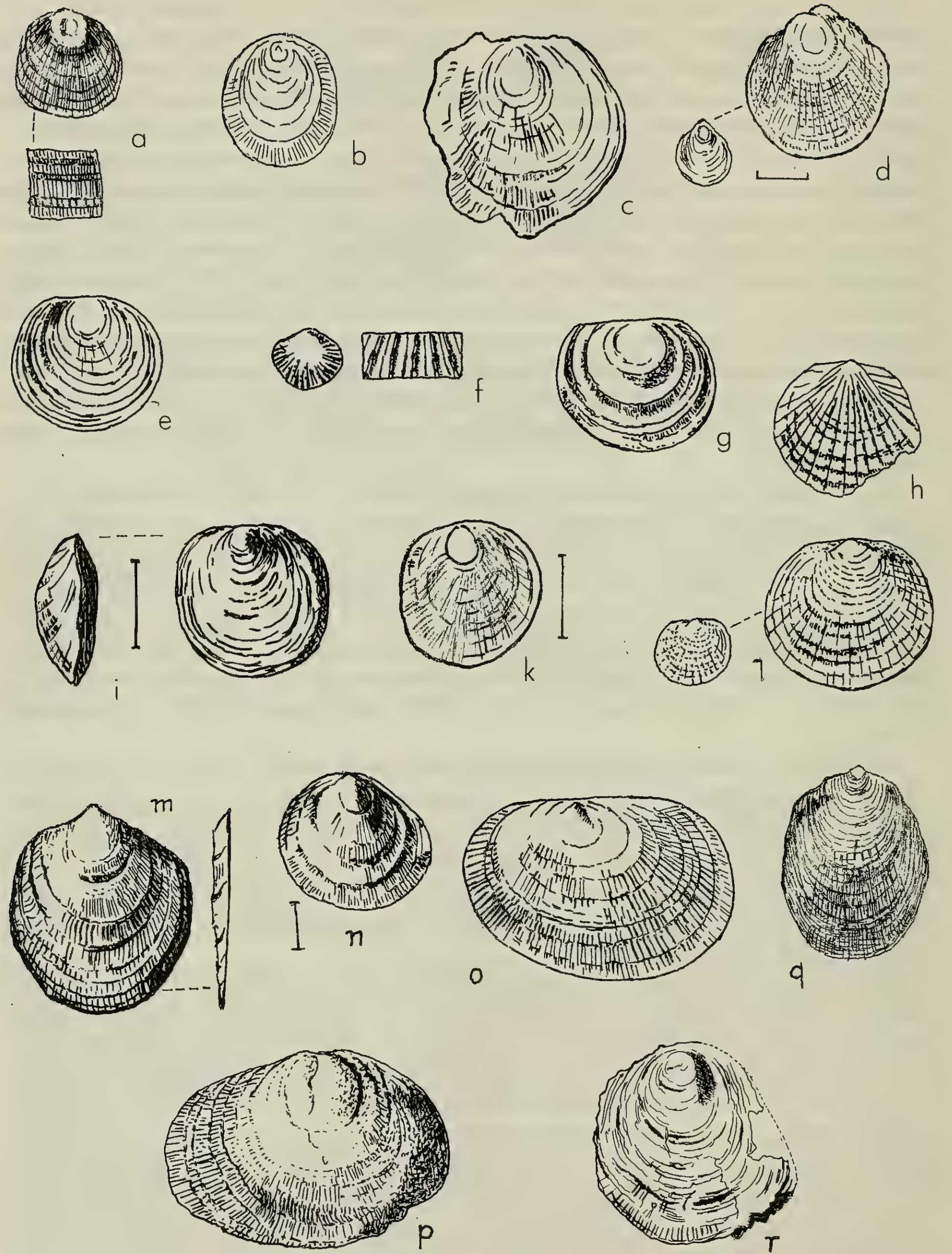
Placunopsis lycetti de Loriol (*in:* de Loriol & Pellat 1867 und 1875—76) blieb von solcher Vereinigung unberührt. Bei Betrachtung der Figuren erhebt sich dennoch die Frage, ob es sich nicht auch hierbei nur um besonders gut erhaltene Exemplare aus Arkells *radiata*-Formen handle.

Jüngstens nun hat KELLY (1984, Taf. 9, Fig. 9–13) nach Skulptur, Umriß und Größe recht variable – und, wie er selbst schreibt, schlecht erhaltene – durchweg rechte (untere) Klappen aus dem Spilsby-Sandstein (höchster Jura/unterste Kreide) sowie mehrere aus dem übrigen borealen Jura/Kreide-Grenzbereich beschriebene „Arten" unter *Placunopsis distracta* EICHWALD 1868 (Abb. 9o) zusammengefaßt. Er stellt dazu auch *Pl. lycetti* DE LORIOL aus dem nordfranzösischen Kimmeridge/Portlandium und eine laut KELLY von SCHNEID (1903?) aus dem fränkischen Untertithon beschriebene *Pl. jurensis* (ROEMER), wozu dann auch die von ROLL (1931) ebenso genannte Form aus dem schwäbischen Weißen Jura zu rechnen wäre. KELLY glaubt damit eine boreale *Placunopsis*-Art des hohen Oberjuras (Mittl.-Ob. Volgium) erfaßt zu haben. Da er aber auch *Pl. radiata* (PHILLIPS 1829) im Sinne ARKELLS für sehr ähnlich erklärt, läßt sich eine Vereinigung der meisten bisher bekannten oberjurassischen *Placunopsis*-Funde (außer ?*Placunopsis blanda* DE LORIOL 1892) nicht ausschließen – und sei es auch nur in dem Sinne, daß artliche Grenzen bisher nicht hinreichend zu fixieren sind. Differentialdiagnosen lassen sich bisher schlechterdings nicht erstellen!

Der variable Umriß (rundlich, oft länger als hoch, aber mit Ausnahmen) ist bei häufig – wenngleich nicht immer – aufgewachsenen Individuen nur natürlich. Die wechselnde Größe (weniger als 1 bis etwa 3 cm, nach ARKELL in einem Falle 6 cm) hängt vom Altersstadium und ökologischen Bedingungen ab. Das Auftreten oder auch Fehlen der charakteristischen Gitterskulptur (Radialberippung) ist bei Oberjura-Placunopsiden allein eine Frage der Erhaltung. Auch die gelegentliche Lochbildung im Wirbelbereich, die früher oft auf *Anomia* zu weisen schien, ist nur Folge des Abriebs, wie schon PHILLIPS (3. Aufl. 1875) und ARKELL (1929–37) festgestellt haben.

Man könnte allerdings beim Vergleich der Figuren (Abb. 9) doch noch versucht sein, charakteristische Unterschiede zu entdecken, nämlich gebogenen (a, b, d) oder geraden (i, l, o) Schloßrand sowie fehlende oder stattdessen wenigstens geringe Heraushebung des Wirbels, dessen „Spitze" (soweit überhaupt erkennbar) in Höhe des Schloßrands oder ein wenig dahinter liegen kann. Beide Merkmale sind aber wahrscheinlich ebenfalls variabler Natur, und bei der Linienführung des Schloßrands spielt oft auch die Erhaltung mit.

Der Vergleich von Umriß und Skulptur führt sogar zu der Frage, ob sich denn eine deutliche artliche Grenze zu der *fibrosa-gingensis*-Gruppe des Mittleren Juras ziehen lasse, für die sich allenfalls auf den etwas größeren und einheitlicheren Durchmesser hinweisen läßt. Hatten also vielleicht MORRIS & LYCETT (1853) mit der Vereinigung von *jurensis* ROEMER und diesen mitteljurassischen Formen doch recht? Die Frage läßt sich in der Tat nicht sicher beantworten. Doch sei es dem Verlangen des Biostratigraphen, auch den Faktor Zeit zu berücksichtigen, nachgesehen, wenn er diesen (Rück-)schritt nicht tut. Wir haben bei Zusammenfassungen ja immer umgekehrt auch an RUDOLF RICHTERS Ermahnung zu denken, daß unter ununterscheidbaren fossilen Hartteilen artliche Unterschiede verborgen sein können, die nur die nicht erhaltenen Weichteile betrafen. Im süddeutschen Oberjura bieten sich zwei Formengruppen – *Placunopsis lycetti* und *Pl. radiata* – für die beschreibende Darstellung an, ohne daß Variabilität und unterschiedliche Erhaltung eine klare artliche Trennung erlaubten.


a
b
c
d
e
f
g
h
i
k
l
m
n
o
q
p
r

Placunopsis lycetti DE LORIOL 1867

Abb. 4h, i; 9o–p; 10a–d; Taf. 4, Fig. 1

1866 *Placunopsis Lycetti*, DE LORIOL. – *In*: PELLAT 1866: Catalogue. – Bull. Soc. géol. France (2), **23**, S 207.

*1867 *Placunopsis Lycetti*, DE LORIOL. – LORIOL & PELLAT: Portlandien Boulogne-sur-Mer. – Mém. Soc. géol. Phys. Genève, **19**; S. 116, Taf. 11, Fig. 5.

1865–68 *Placunopsis distracta* EICHWALD. – Lethaea rossica, S. 411; Atlas, Taf. 19, Fig. 1.

1875–76 *Placunopsis Lycetti*, P. DE LORIOL. – LORIOL & PELLAT: Boulogne-sur-Mer, S. 229, Taf. 25, Fig. 9.

1892 *Placunopsis blauenensis*, P. DE LORIOL. – LORIOL: Moll. couch. corallig. inf. – Mém. Soc. paléont. Suisse **19**, S. 339, Taf. 35, Fig. 7 (und 8?).

1936 *Placunopsis* aff. *lycetti* (LORIOL). – SPATH: Cape Leslie. Medd. Grønland, **99**, S. 229, Taf. 42, Fig. 13.

1966 *Anomia spathi* n. sp. – ZACHAROV: Nauka, S. 116, Taf. 51, Fig. 3; Taf. 52, Fig. 2–3.

Die unter diesem Namen wiedergegebene Erstfigur von 1867 (unsere Abb. 4h) aus dem Portlandium von Boulogne-sur-Mer zeigt eine lange Form mit einem Höhen: Längen-Verhältnis von 30:45 mm mit in der Mitte des anscheinend nicht ganz

---

Abb. 9. a–q: Nachzeichnungen „klassischer" und anderer *Placunopsis*-Figuren aus der bisherigen Jura-Literatur (Auswahl). r: Neuzeichnung. a–d und i–n werden in der Synonymieliste S. 34 zu *Placunopsis radiata* (PHILLIPS) gezogen, o–p zu *Pl. lycetti* DE LORIOL. Weitere Nachzeichnungen s. Abb. 4d–i).

a: *Placuna jurensis* nob. – F. A. ROEMER 1836, Taf. 16, Fig. 4. Korallenoolith, Hannover.

b: *Orbicula radiata* PHILLIPS 1829, Taf. 4, Fig. 12 (= *Discina radiata* PHILLIPS 1875). Corallian, England.

c: *Placunopsis radiata* (PHILLIPS). – ARKELL 1929–1937, Taf. 3, Fig. 4.

d: *Anomia suprajurensis* BUVIGNIER. – DE LORIOL & PELLAT 1875, Taf. 25, Fig. 2. Portlandien, Boulonnais.

e: *Anomia numismalis* QUENSTEDT 1856, Taf. 42, Fig. 9; zeigt in natura zarte Radialskulptur! Schwarzer Jura gamma (Unt. Pliensbachium), Holzmaden.

f: *Placunopsis ornata* MORRIS & LYCETT 1853, Taf. 1, Fig. 11. Great Oolite (Bathonium), England. (Spondylide?).

g: *Placunopsis tatrica* ZITTEL. – BOEHM 1883, Taf. 70, Fig. 13. Tithon, Stramberg.

h: *Placunopsis ? radians* MORR. & LYC. – MORRIS & LYCETT 1853, Taf. 1, Fig. 10. (*Pseudomonotis* ? Vgl. *Monotis lacunosae* QUENSTEDT: Jura, Taf. 78, Fig. 6).

i: *Anomia suprajurensis* BUVIGNIER 1852, Taf. 20, Fig. 26–27. Portlandien, Couvertpuis.

k: *Anomia raulinea* BUVIGNIER 1852, Taf. 20, Fig. 22 (flache Unterklappe). Kimméridgien, Dept. Meuse.

l: *Placunopsis elliptica* DE LORIOL 1875, Taf. 25, Fig. 7 (links × 1, rechts vergrößert).

m: *Posidonia suprajurensis* CONTEJEAN. 1859, Taf. 24, Fig. 5–6. Kimméridgien, Frankreich. – × 1.

n: *Anomia densestriata* KRAUSE 1908, Taf. 4, Fig. 8. Kimmeridgium, Heilsberger Tiefbohrung (Ostpreußen) in 578 m Tiefe.

o: *Anomia distracta* EICHWALD 1868, Taf. 19, Fig. 1. Oberjura, Rußland. – × 1.

p: *Placunopsis blauenensis* P. DE LORIOL 1892, Taf. 35, Fig. 7. Oxfordium (Couches coralligènes inférieures), Blauen, Berner Jura. – × 1.

q: *Anomia semistriata*, B. – BEAN 1839, S. 61, Fig. 21. Oberklappe, Cornbrash von Scarborough. – × 1.

r: „*Placunopsis semistriata*" (BEAN), Cornbrash, Scarborough. Sammlg. BEAN, Brit. Mus. geol. Dept. 47324. Originalzeichnung. – × 2.

Maßstäbe: natürliche Größe; sonst wie angegeben, a–c und e–h vermutlich × 1.

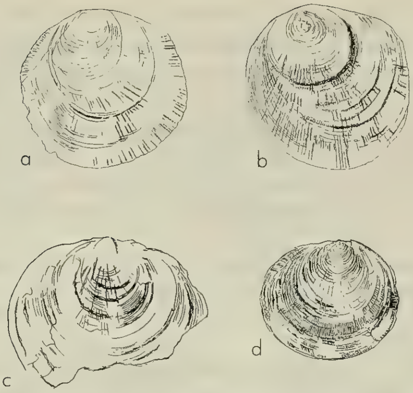


Abb. 10. *Placunopsis lycetti* de Loriol aus dem Schwäbischen Weißen Jura.
a–b Linke Oberklappen mit rückwärts verlängertem Schloßrand.
a. Weißer Jura epsilon Blaubeuren. Staatl. Mus. f. Naturk. Stuttgart 26923/1 (Slg. Hermann). – × 1 (Höhe 21 × Länge 22 mm).
b. Weißer Jura epsilon, Gerhausen. Staatl. Mus. f. Naturk. Stuttgart 26921/3 (Slg. Bracher). – × 1,4 (16 × 15 mm).
c: Oberklappe (?) aus dem Weißen Jura gamma (Unt. Kimmeridgium), Hersfeld b. Burgfelden. Geol.-paläontol. Inst. u. Mus. Univ. Tübingen GPIT 1665/5. – × 1.
d: Vermutlich rechte (untere) Klappe eines freilebenden Exemplars. Weißer Jura epsilon 1, Gerhausen. Geol.-paläont. Inst. Univ. Tübingen (leg. Hölder) GPIT 1665/6. – × 1 (18,5 mm lang).

geraden Schloßrandes gelegenem, wohl ein wenig vorragendem Wirbel. Das 1875–76 abgebildete, auf der Innenfläche einer Ostreenklappe aufgewachsene Exemplar (unsere Abb. 4i) ist dagegen – wir kennen die Variabilität des Umrisses ja schon – mit 34:35 mm fast kreisrund. Der kurze, gerade Schloßrand geht vor dem Wirbel in gleichmäßigem Bogen in den Stirnrand über, hinter dem Wirbel dagegen mit deutlichem Knick.

Skulptur: Die ein wenig gekörnelten Rippen sollen laut Loriol (*in:* Loriol & Pellat) feiner und deutlicher voneinander getrennt sein („un peu noduleuses, plus fines et plus écartées“) als bei *Placunopsis jurensis* Morris & Lycett (= *fibrosa* Laube). Hier ist aber auch an unterschiedliche Erhaltung zu denken. An Abb. 10a (*lycetti*) zeigt sich, daß die scharfen, feinst gekörnelten Rippenfäden nur am Stirnrand ganz klar erscheinen, gegen die Schalenmitte hin aber nichts mehr von dieser Fadenartigkeit zeigen, weil hier jene äußerste, feinstskulptierte Schalenschicht nicht erhalten ist. Ein ähnlicher Unterschied zeigt sich auch an dem Doppelbild von Taf. 2, Fig. 4 (*gingensis*).

Exemplare von 40 mm Länge, 35 mm Höhe und ziemlich rundlichem Umriß mit fast median oder wenig seitlich gelegenem Wirbel hat Zacharov (1966: 116, Taf. 51, Fig. 3; Taf. 52, Fig. 2–3) unter dem Namen *Anomia spathi* n. sp. aus der spätjurassischen Wolga-Stufe Nordsibiriens abgebildet und beschrieben. Er bezieht sich dabei auf die von Spath (1936: 109, Taf. 42, Fig. 13) beschriebene *Placunopsis* aff. *lycetti* aus dem ostgrönländischen Milne-Land. An der Zugehörigkeit zu *lycetti* in dem hier umrissenen Sinn dürfte kaum ein Zweifel sein. Begegnete man freilich den gleichen Figuren in einer Abhandlung über Mitteljura-Fossilien, so würde man sie vermutlich als *gingensis* bestimmen.

Wenn ich hier trotzdem mehr auf stratigraphischer als gesichert-morphologischer Grundlage trenne, so auch um möglicherweise noch verborgenen Unterschieden Raum zu lassen.

Die aus dem süddeutschen Oberjura vorliegenden Exemplare sind mit 10–28 mm Länge kleiner als die beiden Loriol-Originale, was aber ökologisch bedingt sein könnte. Dabei erhebt sich freilich die Frage, wo die Kleinexemplare von *gingensis* und *fibrosa* im Mittleren Jura stecken, die uns nur relativ groß bekannt sind. Vielleicht wurden sie in den klastischeren Mitteljura-Gesteinen leichter zerstört als in rein kalkigen Sedimenten. Das hieße aber auch, daß die Kleinformen im süddeutschen Oberjura nur dank der Feinkörnigkeit der Kalke erhalten blieben (und gleiches könnte auch für den Muschelkalk gelten). Dazu die umgekehrte Frage: Warum sind die größeren hier so selten?

Die gitterskulptierte äußere Schalenschicht, die sich am Rande wie bei den – freilich meist dickerschaligen – *fibrosa-gingensis*-Formen schuppig aufblättern kann, ist bei den süddeutschen Stücken nur selten gut erhalten. Abb. 10 zeigt verschiedene Stadien erhaltungsbedingt erlöschender Radialskulptur. Oft erscheint überhaupt nur noch konzentrische Faltung.

Das beste vorliegende Exemplar aus dem Weißen Jura epsilon von Gerhausen (Abb. 10d) ist 18,5 mm lang und 16,5 mm hoch. Der Wirbel liegt im vorderen Drittel des ziemlich geraden Schloßrandes, wechselt seine Lage aber erfahrungsgemäß variabel. Die juvenile Schalenpartie erscheint nur konzentrisch gefaltet. Dann setzt sehr zarte und dichte Berippung mit feinster Körnelung ein, wobei auf 1 cm Stirnrand etwa 50 Rippen kommen. Da die Rippen aber bei fortschreitendem Wachstum divergieren, in der Jugend also enger stehen, dürfte dieser Wert nicht wesentlich von Loriols Originalen (etwa 15–25 Rippen je cm Stirnrand) und von *gingensis* (30 Rippen) abweichen.

Ebenfalls von Gerhausen (Mus. Stuttgart, Slg. Bracher, SMNS 26921/1–4) stammen vier Exemplare mit teilweise erhaltener Körnelskulptur. Nr. 1, eine vermutlich rechte Klappe, erreicht 28 mm Länge bei 23 mm Höhe, während Nr. 3 (wie Nr. 4 – Abb. 10b – eine linke Klappe mit rückwärts verlängertem Schloßrand) mit 15:16 mm etwas höher als lang ist. Nr. 2, einer gerippten Unterlage aufgewachsen, erreicht ungefähr 22:20 mm Länge:Höhe. Am Stirnrand zeigt es lamellöse Mehrschichtigkeit und unter dem Binokular sehr schön sichtbare, geperlte Fadenrippen.

Aus dem Kalkmergeln des Weißen Jura gamma liegen rundliche Formen bis 20 mm Länge mit grobkonzentrischer Runzelung (Mus. Stuttgart 4687) und nur angedeuteter, ziemlich grob erscheinender Radialskulptur (vgl. oben) vor, was aber allein an mangelnder Erhaltung liegen dürfte.

Eine stattliche, bis 40 mm lange, durch den weit hinten liegenden Wirbel recht asymmetrische Form hat de Loriol (1892: 339, Fig. 7, ?8) aus dem Corallien inférieur (Unt. Oxfordium) des Berner Juras (Schweizerjura-Gebirge) als *Pl. blauenensis* (nach dem Berg Blauen als Fundort; Abb. 9p) beschrieben, die sich unter Berücksichtigung der bei *Placunopsis* variablen Wirbellage m. E. ebenfalls zu *Pl. lycetti* stellen läßt. (de Loriols Fig. 8 könnte ebensogut zu *radiata* gehören.)

Placunopsis distracta Eichwald 1865–68 stelle ich zu *Pl. lycetti* Loriol, die von Kelly (1984) unter dem Namen *distracta* veröffentlichten Figuren dagegen zu *radiata* (Phillips).

Stratigraphisches Vorkommen: Vorzugsweise im höheren Oberjura (Oberer Weißjura Süddeutschlands, Portlandium und Volgium), jedoch ohne scharfe Grenze gegen ältere Formen.

Placunopsis radiata (Phillips 1829)

Abb. 9 a–d, i, k; Abb. 11

*1829 *Orbicula*? *radiata* Phillips – Phillips: Geol. Yorkshire I, S. 130, Taf. 4, Fig. 12 (= *Discina radiata*, 3. Aufl. 1875).

1836 *Placuna jurensis* nob. – F. A. Roemer: Versteinerungen nordd. Oolithen-Gebirges, S. 66, Taf. 16, Fig. 4.

1850 *Anomya jurensis* Roemer. – d'Orbigny: Prodrome de paléont., t. II, S. 24.

1852 *Anomia suprajurensis* Buv. – Buvignier: Stratigr. géol. département de la Meuse, S. 26, Taf. 20, Fig. 26–27.

– *Anomia Raulinea* Buv. – Ebenda, S. 25, Taf. 20, Fig. 22. – [T. V. Raulin 1815–1905 war Professor in Bordeaux.]

? – *Anomia orbiculina* Buv. – Ebenda, S. 25, Taf. 20, Fig. 14–15.

1862 *Anomia Raulinea*, Buv. – Thurmann & Etallon: Lethaea Bruntrutana, Taf. 40, Fig. 8.

1867 *Anomia suprajurensis*, Buvignier. – Loriol & Pellat: Portlandien Boulogne-sur-Mer, S. 117, Taf. 11, Fig. 6–7.

1870 *Placunopsis tatrica* Zittel. – Zittel: Fauna aeltern Tithonbildungen, Taf. 12, Fig. 24–25.

1875 *Anomia suprajurensis* Buvignier. – Loriol & Pellat: Formation jurass. Boulogne-sur-Mer, S. 26, Taf. 25, Fig. 2–5.

– *Placunopsis elliptica* de Loriol. – Loriol & Pellat: Ebenda, S. 230, Taf. 25, Fig. 7.

1883 *Placunopsis tatrica* Zittel. – Boehm: Bivalven Stramberger Schichten, S. 652, Taf. 70, Fig. 12–13.

1906 *Placunopsis censoriensis* Cotteau. – Peron: Dept. Yonne, S. 255, Taf. 10, Fig. 14 (mit Bezug auf Cotteau 1855 „Prodr. p. 123"; offenbar ohne Figur, nicht eingesehen).

1908 *Anomia densestriata* sp. nov. – Krause: Heilsberger Bohrung (Kimmeridge), S. 258, Taf. 4, Fig. 8.

1929–1937 *Placunopsis radiata* (Phillips). – Arkell: Brit. Corallian Lamell., S. 49, Taf. 3, Fig. 4–5.

1963 *Placunopsis tatrica* Zit. – Birkenmajer: Serii Czorsztyńskiej . . . – Stud. geol. polonica 10, S. 71, 292, 296. – [Erwähnung in Fossillisten zusammen mit reicher untertithonischer Fauna.]

1984 *Placunopsis distracta* Eichwald. – Kelly: Bivalvia Spilsby Sandstone, S. 65, Taf. 9, Fig. 9–13.

1985 *Placunopsis radiata* (Phillips, 1829) und *Placunopsis radiata arcensis* nov. subsp. – Freneix et al.: Kimméridgien de Merrey-sur-Arce (Aube), S. 25, Taf. 1 und 2.

Arkell (1929–37) bezog meist kleine, faltige, mäßig fein berippte Formen aus dem englischen Corallian auf die unter ihnen als erste benannte *Orbicula*? *radiata* Phillips 1829 aus Yorkshire. Er übernahm dazu die (hier gekürzte) Diagnose Phillips', die für das richtige Verständnis von dessen Fig. 12 (Taf. 4, 1829) bzw. Fig. 4–5 (Taf. 3, 1875) (unsere Abb. 9b) unentbehrlich ist:

Unregelmäßig gerundete Form mit sehr variablem Umriß, gegen den Rand konzentrisch gefaltet. Radialskulptur – abgesehen von der fast glatten Wirbelregion – aus zahllosen ungleichen, zarten, gewellten Rippchen in wechselndem Abstand, die gegen den Rand hin deutlicher werden und die sich mit konzentrischen Anwachslinien und -falten kreuzen. Für das auch hier variable Längen/Höhen-Verhältnis gibt Arkell an: L 24 mm : H 25 mm (104%), L 21 mm : H 20 mm (95%); L 33 mm : H 26 mm (79%).

Wichtig sind schmale Leisten und Verdickungen vor und hinter dem Wirbel (Freneix, Breton & Dubus 1985, Taf. 1, Fig. 1–2), die sich als Ansätze eines äußeren Ligaments deuten lassen und an unsere Beobachtungen an *Placunopsis ostracina* (S. 12) erinnern.

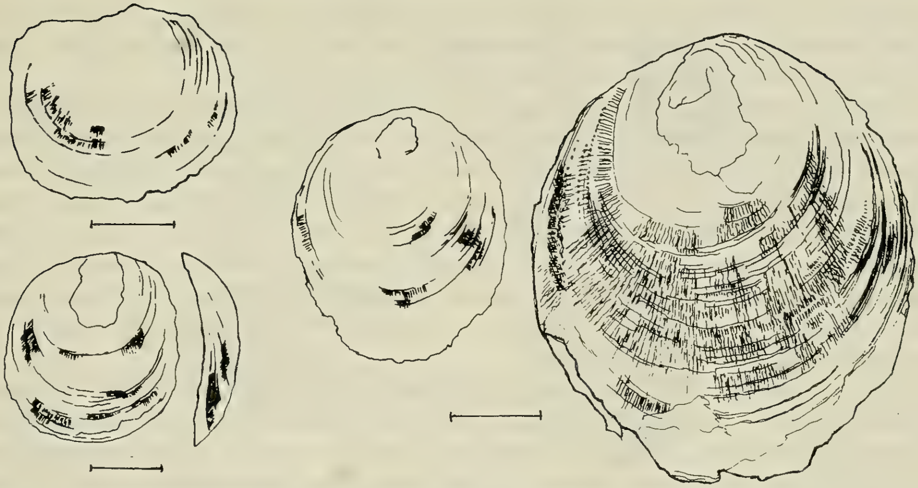


Abb. 11. *Placunopsis radiata* (Phillips) = *jurensis* (Roemer 1836). Drei vermutlich obere Klappen von variablem Umriß, flach oder gewölbt und mit (im Bild z. T. nur angedeuteter) feiner Radialskulptur. Die beiden rechten Skizzen zeigen dasselbe Exemplar in verschiedener Vergrößerung; am linken Rand sind hier feine Tuberkeln der äußersten Schalenschicht erhalten. Unterkimmeridge, Langenberg b. Goslar. Samml. d. Geol.-paläont. Inst. Univ. Hannover (Diplomarbeit A. Kastner). Maßstäbe = natürliche Größen.

Ich folge diesem Zusammenschluß unter Berücksichtigung von Arkells besonderer Kenntnis des englischen Originalmaterials und dem dann konsequenten Rückbezug auf den ältesten Namen *radiata* (Phillips) – unter Einbezug allerdings des Holotypus von *Placunopsis suprajurensis* (Buvignier 1852), den Arkell, wie schon erwähnt, wegen der vermeintlich (wahrscheinlich aber nur erhaltungsbedingt) fehlenden Radialskulptur ausschloß, während er *Pl. suprajurensis* (Buv.) bei Blake & Hudleston (1877, ohne Figur) in *radiata* einbezog. Für *Pl. censoriensis* Cotteau gibt Peron (1906) als alleinigen Unterschied zu ähnlichen Formen das Fehlen radialer Streifen (stries) an.

Ohne die Arkellsche Entscheidung hätte es nähergelegen, diese Gesellschaft kleiner, oft etwas zerknittert scheinender Oberjura-Formen mit Loriol & Pellat (1875–76) auf *jurensis* (Roemer 1836) zu beziehen, welcher Name diesen Autoren nur irrtümlicherweise (s. S. 28) unverfügbar erschien. „*Placuna jurensis*“ Roemer ist nach der Figur eine äußerst feinberippte, kleine *Placunopsis* von 14 mm Länge und 15 mm Höhe aus dem oberjurassischen Korallenoolith von Hoheneggelsen bei Hildesheim. Doch ist sie in gegenwärtigen Sammlungen dorther offenbar nicht leicht aufzutreiben, bleibt beim Sammeln wohl auch meist unbeachtet. Struckmann (1871, 1878) erwähnt sie als ziemlich häufiges Fossil auch aus dem hannoveraner Kimmeridge und synonymisiert *jurensis* (Roemer) mit *suprajurensis, raulinea* und *nerinea* (Buvignier) sowie mit ? *undata* (Contejean) (s. S. 40). Sicher zu *jurensis* Roemer gehörende Funde liegen uns aus dem nordwestdeutschen Kimmeridge vor (Diplomarbeit Kastner 1988, Abb. 11). Die äußeren Schalenlagen zeigen zarte, gewellt-gewinkelte Gitterskulptur, während die tieferen, perlmuttglänzenden Lagen ganz glatt sind. Korrodierte Exemplare, die in bestimmten Horizonten vorherrschen, können deshalb skulpturlos sein. Umriß (Abb. 11) und Wölbung variieren erheblich. Der wenig erhabene Wirbel flacher Oberklappen liegt etwas einwärts von dem gerundeten oder schwach gewinkelten Schloßrand; die Region hinter dem Wirbel ist wie bei BUVIGNIERS Fundgut häufig zerstört.

MORRIS (1845, Catalogue) hat *jurensis* ROEMER noch als *Anomia* aufgefaßt, und auch BUVIGNIER (1852) beschrieb ähnliche Formen mit geraderem Schloßrand (einem jedoch variablen Merkmal) als *Anomia suprajurensis*. Das scheinbare *Anomia*-Stielloch seiner Figuren ist aber auf Abrieb der hinter dem Wirbel etwas erhabenen Schalenregion zurückzuführen, worauf bereits PHILLIPS (in der 3. Auflage 1875) und später ARKELL (für *Pl. radiata*) hinwiesen. *Anomia raulinea* BUV. und die große, sehr symmetrisch-ovale *Anomia orbiculina* BUV. zeigen die charakteristische feingeperlte *Placunopsis*-Berippung, ohne daß die Gattungszugehörigkeit von *orbiculina* ganz gesichert erschiene.

Aus den tithonischen Stramberger Schichten haben ZITTEL (1870) und BOEHM (1883) dort nicht seltene gewölbte und flache Einzelklappen von *Placunopsis tatrica* ZITTEL beschrieben, die sich vermutlich ebenfalls zu *Pl. radiata* stellen läßt (Abb. 9g). Dabei erkannte BOEHM schon richtig, daß vorhandene oder fehlende Radialskulptur „nur eine Folge der Abblätterung“ sei. Auch QUENSTEDTS „Brut von *Ostrea roemeri*?“ (Jura 1857, Taf. 77, Fig. 23) mag hierher gehören.

Ob sich die hier unter *Placunopsis radiata* bzw. *Pl. jurensis/suprajurensis* aufgeführten Formen wirklich als eine Art auffassen lassen, bleibt freilich offen. Fast wahrscheinlicher ist es, daß sich unter der kleinwüchsigen Gesellschaft doch artlich Verschiedenes verbirgt (einschließlich juveniler und oft etwas verdrückter Exemplare der Art *lycetti*, die ARKELL in *radiata* mit einbezog). Da aber die vielen bisherigen Einzelbeschreibungen die Variabilität sowie die unterschiedliche Erhaltung zu wenig berücksichtigen, erscheint eine Zusammenfassung geratener, wie sie auch schon LORIOL & PELLAT und später ARKELL vorschlugen.

ROLL (1931) erwähnt aus dem schwäbischen Oberen Weißen Jura „*Plicatula jurensis* ROEMER“ (S. 97, 123), *Placunopsis tatrica* ZITTEL (S. 21) und „*Placunopsis* cf. *granulifera* ZITTEL“ (vermutlich = *granifera* BOEHM) (S. 50). – BERTLING (1985) fand *Placunopsis radiata* auf der Unterseite von Korallenstöcken aufgewachsen.

Stratigraphisches Vorkommen von *Pl. radiata* in dem hier weitgefaßten Sinn: Gesamter Oberjura; aber auch mitteljurassische Formen wie “*Pl. semistriata*“ (non sensu strictu) aus dem englischen Cornbrash (Abb. 9r) lassen sich nicht sicher davon abtrennen.

Erneute Fragwürdigkeit

Das hier über *Placunopsis radiata* Ausgeführte wurde nach der Niederschrift dadurch in Frage gestellt, daß FÜRSICH & WERNER (1989) bei einer *Pl. jurensis* (ROEMER 1836) sehr ähnlichen Form aus dem Kimmeridgium Portugals einen dreiteiligen Muskeleindruck und Reste eines verkalkten Byssus entdeckten. Beides weist auf Zugehörigkeit zu den Anomiidae und führte zu dem neuen Gattungs- und Artnamen *Juranomia calcibyssata*. Es ist nicht auszuschließen, daß manche der hier unter *Placunopsis radiata* (= *jurensis* laut ARKELL) aufgeführten Synonyma zu *Juranomia* zu stellen sind, was aber weiterer Untersuchung bedarf, die wegen der seltenen Erhaltung der schaleninneren Merkmale nur ausnahmsweise möglich ist. Immerhin bilden FRENEIX, BRETON & DUBUS (1985) Oberklappen von *Pl. radiata* ab, deren gut erhaltenes Schaleninnere keine Teilung des Muskelfelds erkennen läßt. Mit einer neuen Beurteilung der Einheit der Gattung *Placunopsis* muß aber wohl gerechnet werden.

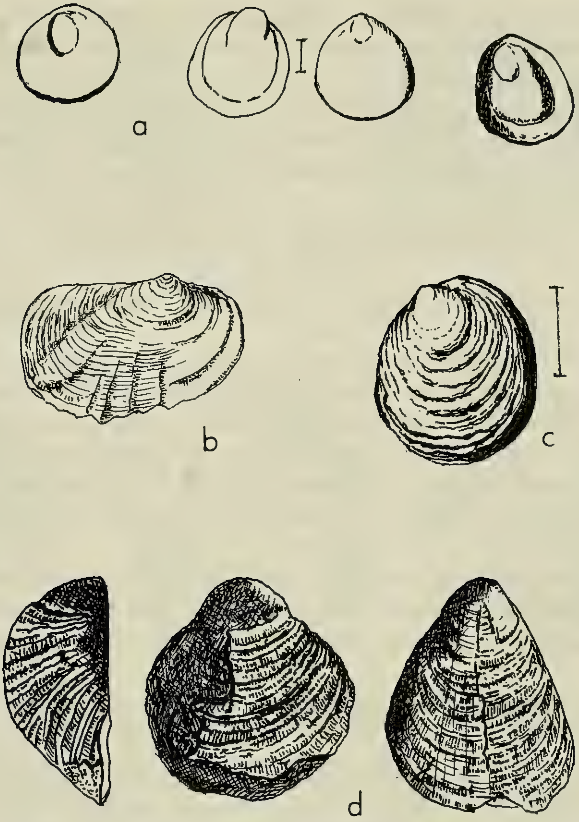


Abb. 12. a: *Anomia monsbeliardensis* CONTEJEAN 1859, Taf. 24, Fig. 10, 11, 13, 14 (Nachzeichnung). Kimméridgien, Frankreich.
b: *Placunopsis valdensis* DE LORIOL 1883, Taf. 12, Fig. 3 (Nachzeichnung). *Mytilus*-Dogger, Laitemaire (Freiburger Alpen).
c: *Anomia undata* CONTEJEAN 1859, Taf. 24, Fig. 8 (Nachzeichnung). Kimméridgien.
d: *Placunopsis blanda* DE LORIOL 1892, Taf. 36, Fig. 1–2 (Nachzeichnung). Oxfordien, Couches coralligènes inférieures, Schweizer Jura. – × 1.
Alle Nachzeichnungen in Größe der jeweiligen Originalabbildung.
Maßstäbe: natürliche Größe.

Placunopsis monsbeliardensis (CONTEJEAN 1859)
Abb. 12a

*1859 *Anomia monsbeliardensis* CONTEJ. – CONTEJEAN: Kimméridgien Montbéliard, S. 324, Taf. 24, Fig. 9–14.
1862 *Anomia monsbeliardensis*, CTJ. – THURMANN & ETALLON: Lethaea Bruntrutana, S. 282, Taf. 40, Fig. 7.
1985 *Placunopsis monsbeliardensis* (CONTEJEAN). – FRENEIX et al.: Kimméridgien de Merry-sur-Arce, S. 28.

Bei den von CONTEJEAN abgebildeten kleinen, ovalen Klappen muß abermals gefragt werden, ob Glätte und fehlende Radialskulptur nicht einfach Folge mangelnder Erhaltung sind. FRENEIX, BRETON & DUBUS verneinen das allerdings und trennen die Art deshalb von der radial skulptierten *Pl. radiata*. Die von ihnen (Fig. 2) wiedergegebenen Oberklappen mit Wirbelloch durch Abrieb weisen aber doch auf

Abnutzung hin. Die von CONTEJEAN abgebildeten und als Unterklappen gedeuteten Exemplare mit Wirbelloch könnten demnach ebenfalls Oberklappen sein, falls nicht doch echte Anomien vorliegen.

„*Anomia undata* CONTEJEAN" (1859, Taf. 24, Fig. 8) aus dem Kimméridgien von Montbéliard ist eine etwas größere Oberklappe mit kräftiger konzentrischer Runzelung und ebenfalls ohne erhaltene Radialskulptur (Abb. 12c).

„*Placunopsis blanda*, DE LORIOL 1892"

Abb. 12d

*1892 *Placunopsis blandus*, P. DE LORIOL. – P. DE LORIOL: Mém. Soc. paléontol. **19**, S. 339, Taf. 36, Fig. 1 (?2).

Bei dieser 16–30 mm hohen Form mit gewölbter Ober- und ganz flacher Unterklappe bildet die Schloßrandlinie vor mit derjenigen hinter dem Wirbel einen rechten oder gar spitzen Wirbel (60–90°). Der Wirbelbereich erscheint *Lima*-ähnlich zugerundet. DE LORIOL äußert selbst Zweifel an der Zugehörigkeit zu *Placunopsis.* Zu konzentrischer Runzelung tritt auf beiden Klappen Radialskulptur von extremer, dem bloßen Auge kaum sichtbarer Zartheit, was an die kleinere *Pl. socialis* MORRIS & LYCETT erinnert.

DE LORIOL kannte mehrere Exemplare aus dem Corallien inférieur (Unt. Oxfordium) des Schweizer Juras (Saint-Ursanne, Blauen). Den Gattungsnamen scheint er irrtümlich für maskulin gehalten zu haben (wie übrigens auch schon MORRIS & LYCETT 1853).

Zuletzt sei hier noch auf die problematische Figur der kleinen *Placunopsis regularis* ETALLON in P. DE LORIOL (1888, S. 330, Taf. 27, Fig. 1) hingewiesen. Sie zeigt eine gewölbte Klappe mit zarter, gewellter, *Placunopsis* also entsprechender Radialskulptur, aber auffallend stark vorstehendem, etwas gedrehtem Wirbel. Ob letzteres Merkmal ursprünglicher Natur oder nur erhaltungsbedingt ist, ließe sich nur am Original feststellen. Die zugrundeliegende Abhandlung von C.-A. ETALLON (1859): Études paléontologiques sur le Haut Jura [Mém. Soc. d'Em. Doubs (3) 4] konnte nicht eingesehen werden.

Weitere in der Literatur genannte jurassische Placunopsiden

Placunopsis[?] *valdensis* P. DE LORIOL 1883

Abb. 12b vorliegender Arbeit

Langgestreckte Muschel (16–27 mm) mit gewölbter, vermutlich rechter (Abb.) und in sie etwas konkav eingesenkter Gegenklappe, mit geradem Schloßrand und konzentrischen sowie einigen radialen, vom Stirnrand ausgehenden Falten, aber ohne radiale Rippen. Der Figur nach könnte es sich um eine Arcide handeln, zumal die rechte Klappe von *Placunopsis* aufzuwachsen oder doch flacher zu sein pflegt. *Mytilus*-Dogger der Laitemaire N Château-d'-Oex (Romanische Voralpen).

Placunopsis semistriatus BEAN sp. (non *Anomia semistriata* BEAN 1839!)

LYCETT (1863), Taf. 33, Fig. 9.

Unsymmetrische, nach rückwärts verlängerte, im Umriß eher an *Nucula* erinnernde Oberklappe, deren Identifizierung mit der symmetrischen, hochovalen *Anomia semistriata* BEAN (unsere Abb. 9o) wohl nur auf der schwachen, unruhigen und auf die stirnrandnahe Schalenpartie beschränkten Gitterskulptur beruht. Cornbrash (Bathonium) der Yorkshire-Küste.

Placunopsis[?] *filistriata* SCHLIPPE 1908

SCHLIPPE (1908): Bathonium Oberrheintal Taf. 1, Fig. 20.

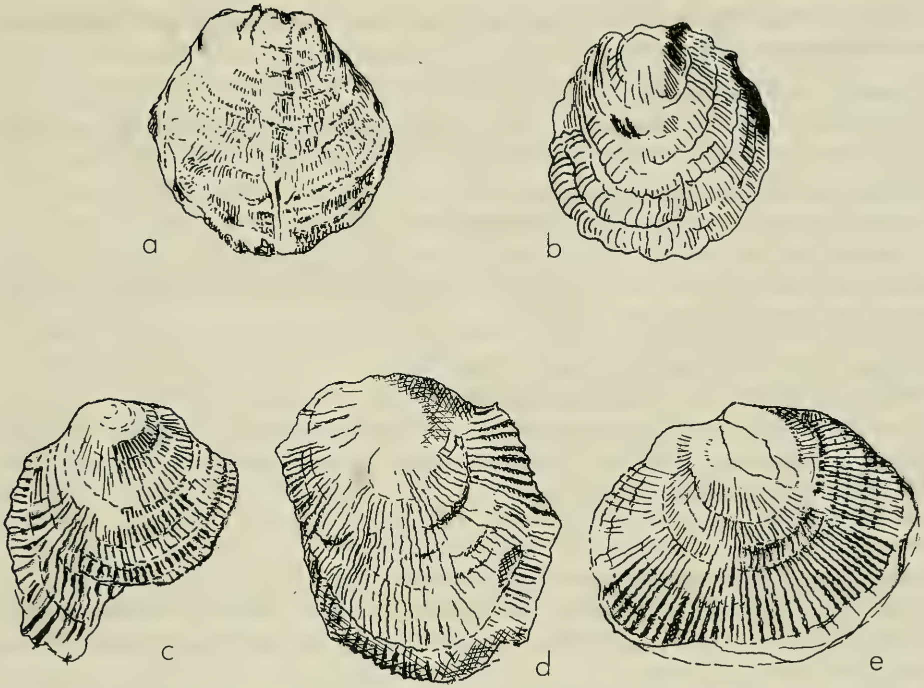


Abb. 13. Formen von *Plicatula*, die zu Verwechslungen mit *Placunopsis* Anlaß geben können.

- a) *Plicatula* (*Pseudoplacunopsis*) *fissistriata* (Winkler), = *Anomia fissistriata* Winkler 1861, Taf. 5, Fig. 10 (Nachzeichnung). Obere Trias, Bayerische Alpen.
- b) „*Placunopsis*“ *inaequalis* J. Phillips 1875, Taf. 5, Fig. 13 (Nachzeichnung).
- c) *Plicatula* sp. Brauner Jura beta (Ob. Aalenium), Aalen. Slg. Fritz Sauter † – H. Hager (Aalen). – × 2.
- d) „*Placunopsis inaequalis* Phillips“, Great Oolite, Minchinhampton, Glostershire. Mus. f. Naturk. Berlin MB. – M. 267.2. – × 2.
- e) „*Placunopsis* cf. *fibrosa* Laube“, Great Oolite (Bathonium), Minchinhampton. Mus. f. Naturk. Berlin M.B. – M. 267.1. – × 2,1.

Die Form erinnert nach Größe und Skulptur mit scharfen, nicht welligen Radialrippen und zarten, dichten, konzentrischen Anwachslinien eher an *Camptonectes*. Umriß und Aufsitzen auf *Parkinsonia* könnten aber tatsächlich auf eine besondere *Placunopsis*-Art weisen.

„*Placunopsis jurensis* Roemer“

Eichwald (1868): Lethaea rossica, Taf. 19, Fig. 12.

Auffallend große, flache, fast kreisrunde Form (57 mm hoch, 51 mm lang), mit leicht abgeflachtem Schloßrand und sehr zarter, dichter Radialskulptur (20 Rippen je cm, mit Schaltrippen), die von ruhig verlaufenden Anwachslinien gekreuzt werden; dürfte sich am ehesten zu *Placunopsis fibrosa* stellen lassen (s. S. 21 und 40).

Placunopsis aestuarina Tate 1873

Tate (1873): Quart. J. geol. Soc., **29**, Taf. 12, Fig. 2.

Kleine Oberklappe mit rückwärts ausholendem, ovalem Umriß aus dem schottischen ästuarinen Mitteljura.

Placunopsis calloviensis MILACHEVITCH 1861

MILACHEVITCH (1861): Materials of geology of Russia, 10, S. 162, 190. Zitiert nach COX 1952. Nomen novum für *jurensis* (ROEMER) bei EICHWALD 1868 (s. S. 21 und 39).

Placunopsis[?] *duriuscula* (PHILLIPS)

ARKELL: British Corallian Lamellibranchia, Taf. 52, Fig. 2.

Austernähnliche Schale mit konzentrischen Falten, bis 3 cm Länge und Höhe, häufig im Forest Marble des englischen Doggers, nach BEAN (1839) auch im Cornbrash (Bathonium) von Scarborough.

Placunopsis[?] *pictetianus* DE LORIOL 1866

P. DE LORIOL (1866): Oolithe corallienne, S. 32, Taf. E, Fig. 10–11.

Die Form wurde von JOUKOWSKI & FAVRE (1913, S. 401, Taf. 17, Fig. 17–18) als *Spondylus pictetianus* (DE LOR.) beschrieben und ist wohl mit Recht eher dieser Gattung oder den Pectiniden zuzuweisen.

Anomia[?] *undata* CONTEJEAN 1859 (unsere Abb. 12c)

CONTEJEAN (1859): L'étage Kimméridgien, S. 324, Taf. 24, Fig. 8.

Im Wirbelbereich aufgeblähte, außerhalb von ihm flache, schiefovale Form (12 mm hoch, 11 mm lang; CONTEJEAN nennt das breit) mit konzentrischer Runzelung ohne Radialskulptur.

Placunopsis circularis (MÜNSTER) und *Placunopsis sarcinula* (MÜNSTER)

Beide aus Weißem Jura gamma von Streitberg (Frankenjura).

Plicatula convexa EICHWALD

EICHWALD 1865, S. 416, nom. nov. für *Placunopsis sarcinula* (MÜNSTER) bei TRAUTSCHOLD (1861–1862) non MÜNSTER.

GERASIMOV (1955) nennt „*Plicatula convexa* EICHWALD" und „*Anomia lycetti* DE LORIOL" mit Figuren aus dem Mittleren Volgium der zentralrussischen Plattform. KELLY (1984, S. 65) synonymisiert diese GERASIMOVschen Formen mit *Placunopsis distracta* EICHWALD (= *lycetti* DE LORIOL der vorliegenden Abhandlung). Zitiert nach KELLY 1984. Literaturangaben zu TRAUTSCHOLD und EICHWALD s. in KELLYS Lit.-Verzeichnis.

Placunopsis similis WHITEAVES

WHITEAVES (1861, S. 126, Taf. 9, Fig. 1–2).

Zitiert nach ARKELL (1926–1937, S. 48) und von ihm mit *Placunopsis radiata* (PHILLIPS) synonymisiert.

Anomia discus KRAUSE 1908

KRAUSE (1908): Heilsberger Tiefbohrung (Kimmeridge), S. 258, Taf. 4, Fig. 9.

„. . . anscheinend platt kreisrunde, linke (Ober-)Schale, die entfernt an *A. suprajurensis* BUVIGNIER [Taf. 20, Fig. 27; unsere Abb. 9i] erinnert. Sie ist von dieser jedoch durch größere Breite und gleichmäßigere Rundung des Schloßrandes unterschieden." Konzentrische Streifung, hinter dem Wirbel rippenartig kräftig. „Zugehörigkeit zu *Anomia* nicht ganz sicher." Nur ein Exemplar.

Anomia inflata KRAUSE 1908

KRAUSE (1908), S. 259, Taf. 4, Fig. 15 (Kimmeridge).

Kleinere, *Placunopsis*-ähnliche Oberklappe mit stumpfem Winkel unter dem Wirbel, konzentrischer Anwachsstreifung und einigen radialen Rippen, die aber auch allomorpher Natur sein könnten. Ebenfalls nur ein Exemplar.

Placunopsis [?] *patelliformis* KRAUSE 1908

KRAUSE (1908), S. 260, Taf. 4, Fig. 10.

Die Form mit einwärts liegendem Wirbel und radialen Knötchenrippen gehört nach dem ganzen Habitus wohl eher zu den echten Patelliden.

Placunopsis [?] *zuberi* LEWINSKI 1923

LEWINSKI (1908): Bononien Pologne, S. 62, Taf. 3, Fig. 1.

Große, im Bild austernähnlich erscheinende, aber sehr dünne, glasige, gebogene Oberklappen, in der Jugend (bis 20 mm) glatt, rundlich, aufgebläht, dann in Richtung auf den Stirnrand unter Verflachung oval sich streckend, also erheblich größere Höhe (10 cm!) als Länge erreichend und zu der unregelmäßig-konzentrischen Skulptur radiale Rippen (6 auf je 10 mm) bildend. Zuweisung zu *Placunopsis* mehr als fragwürdig. [Im Text bedeutet „épaisseur“ die Schalenwölbung (nicht -dicke) und es ist dort longueur (Länge) und largeur (Breite) gegenüber der Maßtabelle vertauscht.]

Der Holotypus zu *zuberi* ist in MALINOWSKA (Hrsg., 1980) erneut wiedergegeben, außerdem die ebenfalls von LEWINSKI (1923) beschriebenen *Placunopsis*-verdächtigen *Anomia*-Arten *corrugata* LEW. und *costulata* LEW. aus dem polnischen Portlandium.

Placunopsis granifera BOEHM 1883

BOEHM: Bivalven der Stramberger Schichten, S. 654, Taf. 70, Fig. 17.

Große linke Klappe (35 mm hoch), schief-oval mit geradem Schloßrand, kräftiger konzentrischer Runzelung und „dicht mit rundlichen Körnchen bedeckter“ Oberfläche. BOEHM hält die Zugehörigkeit zu *Placunopsis* für zweifelhaft.

Placunopsis strambergensis REMEŠ

In: WÓJCIK (1914).

Anomia columbina CRICKMAY 1930

CRICKMAY (1930): S. Lit.-Verzeichnis.

Anomia kimmeridgiensis D'ORBIGNY und *Anomia portlandica* D'ORB., erwähnt von PICTET (1855), gehören vermutlich zu *Placunopsis radiata* (PHILLIPS) s. l.

Anomia nerinea BUVIGNIER 1852

BUVIGNIER (1852): Département de la Meuse, Taf. 20, Fig. 16–20.

Ob diese oft auf Nerineen siedelnde und demgemäß (bis 35 mm) lang-gestreckte und allomorph geprägte Muschel mit gewölbter Ober- und flacher Unterklappe aus dem rezifalen Oberjura Frankreichs und der Schweiz etwas mit *Placunopsis* zu tun hat, sei dahingestellt. THURMANN & ETALLON (1862, Taf. 40, Fig. 6) beschrieben und bildeten sie, noch größer, ab, wobei ein recht hohes Exemplar eher an die gewölbte Klappe einer *Liogryphaea dilatata* erinnert.

Ob das Loch hinter dem Wirbel der flachen oder schwach konkaven Klappe der symmetrisch gerundeten, bis 45 mm langen und fast ebenso hohen *Anomia foliacea* ETALLON (*in*: THURMANN & ETALLON 1862, Taf. 40, Fig. 6), ebenfalls aus der Korallenfazies, wirklich auf *Anomia* weist, ist nach der übrigen Figur unwahrscheinlich. Feine radiale Streifen der gewölbten Oberklappe stellen aber auch den sonst ostreenartigen Eindruck in Frage.

Über das Vorkommen von *Placunopsis* in Trias und Jura von Polen und einigen angrenzenden Gebieten orientiert mit Literaturnachweisen das Werk „Geology of Poland" (Ed.: J. Czermiński) Bd. 2 Catalogue of fossils Pt. 2 (Warschau 1970), und zwar über die folgenden Arten: *Pl. alpina* (Winkler), *plana* Giebel, *ostracina* (v. Schloth.), *kuzniari* Goetel, *mortilleti* Stopp. (*in*: Goetel), aff. *pellucida* (Terqu.), *fibrosa* Laube, *oblonga* Laube, *jurensis* Morr. & Lyc., *strambergensis* Remeŝ, (*in*: Wójcik 1914), *tatrica* Zittel und *zuberi* Lewiński.

2.4. Zitate kretazischer Placunopsiden
(nach gelegentlichen Lesenotizen)

Anomia laevigata Sowerby 1836

A. d'Orbigny: Terrain Crétacée 1843–47: 755, Taf. 489, Fig. 4–6.

In der englischen Kreide nach Woods 1899 (s. u.). – Häufig in der Kreide von Kamerun: Guillemain & Harbort (1909): Kreideschichten am Mungo. – Beitr. Geol. Kamerun. – Abh. preuß. geol. L.-A., n. F., H. 62, S. 405–32.

Anomia pseudoradiata d'Orbigny

H. Woods (1899): A Monograph of the Cretaceaous Lamellibranchiata of England. Pt. I, Taf. 5, Fig. 1–3. (Fig. 1 zeigt ähnlichen Habitus wie *Placunopsis fibrosa* Laube.)

Placunopsis undulata (J. Müller) (= *Spondylus undulatus* Müll. und *Orbicula ciliata* Müll.)

E. Holzapfel (1889): Die Mollusken der Aachener Kreide. 3. Lamellibranchiata. – Palaeontographica, **35**: Taf. 26, Fig. 22.

H. Arnold (1964): Münsterländer Oberkreide. – Fortschr. Geol. Rheinland-Westfalen **7**: 317.

Holzapfels Form ähnelt *Pl. gingensis* (Quenstedt), soll allerdings schwache, dem Ligament dienende Leisten am Schloßrand aufweisen.

Unklar ist Holzapfels Bezug auf die kurze, einer Figur ermangelnde Beschreibung J. Müllers (Monogr. Petrefacten d. Aachener Kreideformation, 2. Abth., S. 68; Bonn 1851), der hier keineswegs als Autor einer neuen Art auftrat, sondern sich auf den kleinen *Spondylus undulatus* Geinitz (A. E. Reuss: Versteinerungen d. böhm. Kreideformation, S. 37, Taf. 40, Fig. 6; Stuttgart 1845–46) bezog, ohne daß sich zwischen dieser und Holzapfels Figuren (Fig. 22a aus der Müllerschen Sammlung!) eine Ähnlichkeit erkennen ließe. Erstveröffentlichung von *Spondylus undulatus* laut Reuss in H. B. Geinitz: Grundriß der Versteinerungskunde (1845–46), Nachtrag, Taf. 6, Fig. 8 (Jahr?). Auch die seinerzeitige Gewohnheit, eine sekundär beschriebene Art nicht unter dem eigentlichen, sondern dem sie erneut veröffentlichenden Autor zu führen – aus wohl oft berechtigtem Zweifel an der Identität mit der Typusart –, erschwert den Durchblick sehr.

Placunopsis linensis Whiteaves 1900

Whiteaves (1900): Geol. Survey Canada: Mesoz. Fossils 1, zitiert in Imlay 1961 (s. u.).

Placunopsis spp.

R. W. Imlay (1961): Characteristic Lower Cretaceous Megafossils from Northern Alaska. – Geol. Survey prof. Paper 335, Taf. 10, Fig. 5–6; Washington.

Placunopsis nuka Imlay n. sp.

Imlay ebenda, Taf. 11, Fig. 4, 7.

Non *Ostrea anomiaeformis* F. Roemer 1852

Roemer (1852): Die Kreidebildungen von Texas und ihre organischen Einschlüsse. Taf. 9, Fig. 7a–e. Bonn. – *Holocraspedum* Cragin (1893) laut Treatise N 380.

Nach ROEMERS Beschreibung und Abbildung handelt es sich um eine sehr ungleichklappige kleine Muschel mit stark gewölbter und einen vorspringenden Wirbel besitzender linker (unterer) Klappe, während die flache rechte (obere) Klappe ziemlich kreisrund-symmetrischen Umriß, geraden Schloßrand, einen etwas einwärts gelegenen Wirbel und zarte Gitterskulptur zeigt. Die Muschel als Ganzes erinnert also an *Ostrea*, ja *Gryphaea*, die Oberklappe allein dagegen sehr stark an *Placunopsis*, wofür sie bei isoliertem Auftreten sicher gehalten würde. BENECKE (1905, Taf. 11, Fig. 2) hat bei der größeren *Gryphaea ferruginea* TERQUEM aus dem lothringischen Unterdogger eine im Umriß ähnliche, flache Oberklappe mit allerdings nur wenigen schwachen Radialrippen abgebildet.

Tertiäre Placunopsiden dürften sich unter den von D. N. SOKOLOV (Die Fauna von Mandrikowa. – Mém. Comit. géol., n. S., Lief. 17, 1904) beschriebenen *Anomia*-Arten verbergen (s. auch Seite 4).

3. Ergebnis

Die im Muschelkalk häufige, bis in den Lias hinein zuweilen riffbildende *Placunopsis ostracina* (SCHLOTHEIM) entbehrt oft der charakteristischen Radialskulptur und erfordert eine entsprechende Erweiterung der ursprünglichen Gattungsdiagnose. Von der Skulptur abgesehen verhält sich die Art auch hinsichtlich Größe, Umrißform sowie festsitzender oder freier Lebensweise variabel.

Die anderen Trias-Placunopsiden sind radial skulptiert, wobei *Placunopsis plana* GIEBEL in Skulptur und Umriß dem jurassischen Formenkreis am nächsten steht. Kleine Arten aus der Trias der Tethys fallen durch den unter dem Wirbel stark gewinkelten Umriß auf (Abb. 3).

Die Jura-Placunopsiden scharen sich einheitlicher um *Placunopsis fibrosa* LAUBE. Ihr Hinterrand („Schloßrand" unter dem Wirbel) ist häufig gerade oder nur schwach gebogen. Die Radialskulptur fehlt nur scheinbar mangels Erhaltung der äußeren Schalenschicht. Die vielen in der Literatur unterschiedenen Arten entsprechen vermutlich oft nur Standortvarietäten. Eine Entwicklungsrichtung ist morphologisch nicht zu erkennen. Liassische Placunopsiden sind in Deutschland selten und insgesamt ungenügend bekannt. Im Mittel- und Oberjura werden in der vorliegenden Abhandlung die „Arten" (Formenkreise) *Pl. fibrosa* LAUBE + *gingensis* (QUENSTEDT), *semistriata* (BEAN), *socialis* MORRIS & LYCETT, *lycetti* LORIOL und *radiata* (PHILLIPS) [einschließlich *jurensis* (ROEMER), *suprajurensis* (BUVIGNIER), *distracta* EICHWALD, *tatrica?* ZITTEL u. a.] unterschieden. Taxionomische Übereinkunft wird allerdings nicht zu erreichen sein.

Die Zugehörigkeit mancher unter *Placunopsis* beschriebener Formen bleibt fragwürdig. Auch mögliche *Anomia*-Verwandtschaft wird aufgrund jüngster Funde erneut diskutiert (FÜRSICH & WERNER 1989).

Im Rahmen des auch bei den Jura-Arten variablen Umrisses kommt es manchmal zu auffallender Schalenverlängerung nach vorn, die sich wahrscheinlich aus punktuell wirksamen ökologischen Faktoren ergibt, – es sei denn, man nähme zwischen rechter und linker Klappe wechselndes Aufwachsen an. Neben festsitzender kommt auch im Jura freie Lebensweise vor.

Kretazische Placunopsiden konnten lediglich – und nur unvollständig – zitiert werden.

4. Schlußwort

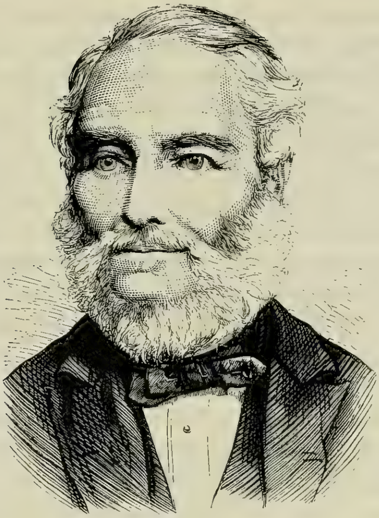
Anlaß dieser durch mehrere Jahre immer wieder neu aufgenommenen Studie war die bisher allenfalls vorausgesetzte, aber nicht näher untersuchte Beziehung der Muschelkalk- und Jura-Placunopsiden (mit der einzigen Gattung *Placunopsis*), zwischen denen die schon für *Placunopsis plana* charakteristische Morphologie und der bis in den Unterjura vorkommende Riffbau von *Pl. ostracina* vermitteln.

Trotzdem bleiben hier, auch bezüglich verwandtschaftlicher Zusammenhänge und artlicher Abgrenzung überhaupt, viele offene Fragen. Handelt es sich bei dem vorliegenden Material vielleicht doch um weit mehr Arten, als hier angenommen, und um noch manche bisher nicht gefundenen dazu? Oder liegt in *Placunopsis* ein (wo wurzelnder?) Lamellibranchiaten-Zweig vor, der sich in seiner auf das Mesozoikum beschränkten (?) Lebenszeit gar nicht faßbar gewandelt und aufgegliedert hat, sondern von Raum und Zeit unabhängige oder allenfalls unterartlich abhängige Variabilität des Schalenumrisses, der Schloßrandkrümmung und Wirbellage, der Zartheit der Berippung und manch anderer skulptureller Unterschiede entwickelte?

Die einzige deutliche Tendenz scheint in der abnehmenden Neigung zu massenhaftem Auftreten und der damit nur anfangs verbundenen Bildung von Kolonien und Kleinriffen, ja zu abnehmender Sessilität überhaupt zu liegen. Hat das aber abgesehen von der ökologischen irgendeine taxionomische Bedeutung?

War die Mühe, investiert in das augenscheinlich geringfügige Thema einer biostratigraphisch kaum auswertbaren Muschelgruppe, bei so viel bleibender Ungewißheit gerechtfertigt? War es nur die Gewohnheit, eine begonnene Arbeit um ihrer selbst willen zu einem wenngleich unvollkommenen Abschluß zu bringen? Vielleicht war es doch mehr: Die Freude und auch die Pflicht, ein wenig beachtetes Muster im Lebensteppich mesozoischer Meere am sausenden Webstuhl der Zeit unserer Beachtung für wert zu halten – so wie im Gewebe einer Biographie auch jeder kleine Zug seine Bedeutung hat.

Und wie viele Biographien forschender Bearbeiter verknüpfen sich doch auch mit *Placunopsis*, die einmal am Rande ihres wissenschaftlichen Tuns lag und als Streugut in eine umfangreiche Literatur gelangte! Es ist eigentlich schade, daß uns über dem Bild der Fossilien das ihrer Autoren und Erforscher nur noch selten gegenwärtig ist. Deshalb sei hier, stellvertretend für viele, der (wohl federführende) Mitautor der Gattung *Placunopsis* aus der Vergessenheit hervorgerufen: JOHN MORRIS (1810–1866) (Abb. 14), von Hause aus pharmazeutischer Chemiker, der in einer seiner ersten Veröffentlichungen über eine in London sichtbare Aurora borealis (Nordlicht) berichtete und Verfasser eines Katalogs britischer Fossilien (1845) ist: eines Werks „with wonderful accuracy in detail", wie es in einer ihn als „eminent living geologist" rühmenden Würdigung (Geological Magazine 1878) heißt, das maßgeblich zur Begründung der auf Fossilien gestützten stratigraphischen Geologie beitrug. 1853/54 unternahm er an der Seite von Sir R. I. MURCHISON, den sogar eine Gedenktafel in der deutschen Ruhmeshalle der Walhalla ehrt, zwei Europa-Reisen und hatte dann 1855 bis 1877 den Lehrstuhl für Geologie am Londoner University College inne. „Seine größte Freude war es, seine Studenten mit den wesentlichen Merkmalen eines guten geologischen Profils bekannt zu machen." In allen Neuerscheinungen der geologischen Literatur überaus bewandert hatte er doch eine Abneigung, selbst mit Gedrucktem hervorzutreten (man wird an A. G. WERNER erinnert), so daß sich die Zahl seiner durchweg sehr gediegenen Publikationen im Vergleich mit



Yours very truly
John Morris.

Abb. 14. John Morris (1810–1866). Aus Geol. Magazine, **15**, 1878.

seiner mündlichen Wirksamkeit bescheiden ausnimmt. In Hörsaal, Museum und auf Exkursionen sowie in vielen öffentlichen Vorträgen und Kursen, deren Thematik auch Mineralogie, Bergbaukunde, Kohlengeologie und Metallurgie einschloß, übte er eine für die Verbreitung geologischen Wissens äußerst fruchtbare Lehrtätigkeit aus, die seinen Namen in der damaligen Fachwelt allgemein bekannt sein ließ. Alles in allem verkörperte er so jenen Typus des vielseitigen Geologen, wie er auch in anderen Ländern, bei uns etwa vertreten durch B. Cotta, im 19. Jahrhundert gewirkt hat und bis heute nachwirkt. Um daneben aber auch der Bedeutung der Sammler, zumal für die Paläontologie, gerecht zu werden, sei hier noch der Name von J. Bean erwähnt, Gärtner von Beruf, der als Vetter des berühmten Leitfossil-Smith zur Paläontologie gelangte, einen Lokalkatalog der Versteinerungen des Cornbrash von Scarborough (1839) schrieb und Autor der *Anomia* [*Placunopsis*] *semistriata* ist (Fossilium Catalogus. I. Animalia. Pars 72: Palaeontologi. Catalogus bio-bibliographicus).

5. Anhang: Fossilbestimmung und stratigraphisches Alter

So sehr uns die vom Alter, also von ihrer Fundschicht unabhängige Bestimmung eines Fossils heute als selbstverständlich geboten erscheint, hat doch auch die S. 21 erwähnte „stratigraphische Mitbestimmung“ nicht nur ihre Geschichte, sondern in bestimmten Fällen bis heute ihr eigenes Recht.

Im Rahmen der einst (etwa 1750–1850) verbreiteten Meinung, daß sich die für unveränderlich gehaltenen Arten infolge von Katastrophen und Neuschöpfungen ablösten, mußten fossile Arten sich folgender stratigraphischer Stufen selbst dann unterschieden werden, wenn sie sich dem Augenschein nach völlig glichen (A. d’Orbigny). Ebenso erforderte die der Katastrophentheorie diametral entgegengesetzte Evolutionstheorie jeweils andere Arten von Stufe zu Stufe infolge allerdings kontinuierlicher Abwandlung. Unter beiden Aspekten ergab sich die der Leitfossilkunde zugrundeliegende Bindung an den stratigraphischen Horizont, der sich oft auch lithologisch vom Liegenden und Hangenden unterscheidet. Dazu kommen horizontale, also fazielle Gesteinsunterschiede, die sich als modifizierende Standortunterschiede auch im „Gesicht" einer Art in Form von Standortvarietäten widerspiegeln können. „Man muß das Fossil in seinem Lager sehen, um es richtig bestimmen zu können", schrieb QUENSTEDT einmal, was ihm z. B. konvergent ähnliche Formen verschiedenen Alters zu unterscheiden verhalf. Der Enkel WERNER QUENSTEDT (1951) nannte diese Zusammenschau von Fossil, Horizont und Fazies „Kongruenz" (ohne daß F. A. QUENSTEDT auf den Faziesbegriff in GRESSLYschem Sinn jemals näher eingegangen wäre).

In anderen Fällen hielt QUENSTEDT die mögliche artliche Unterscheidung durch stratigraphische Zusatzbezeichnungen offen (z. B. QUENSTEDT 1857: 259, 335, 360, 502, 640, 727, 793, 796). Derselben Absicht dient noch heute die Beibehaltung vorhandener Artnamen ohne bisher deutlich erkennbare Formunterschiede wie bei der hier provisorisch befolgten Trennung von *Placunopsis striatula* und *fibrosa*.

Ein ähnlicher Fall liegt bei dem oberliassischen *Parvamussium pumilus* und dem mitteljurassischen *P. personatum* vor (HÖLDER 1978). F. A. QUENSTEDT (1851: 263; 1856–57: 259, 337; 1861: 563; 1877: 30) schwankte hinsichtlich deren Unterscheidung; spätere Autoren haben sie verschieden beurteilt. Ich habe Gründe für die Unterscheidung beider angeführt, und zwar aufgrund reicheren und besseren Aalenium-Materials (*personatum*), als es GOLDFUSS vermutlich vorlag, dessen Originale die Trennung von *personatum* und *„pumilum"* (!, *pumilus* = Zwerg ist Substantiv!) laut JOHNSON (1984: 24) nicht erlauben sollen. Bei einer Unterscheidung kann es sich allerdings nur um „Chronospezies" einheitlicher Entwicklungslinien handeln, nicht aber um Arten im Sinne der neuerdings vieldiskutierten Kladistik (W. HENNIGS „Phylogenetischer Systematik"), nach der eine Spezies nur aus einer phylogenetischen Gabelung hervorgeht. Solche Gabelungen sind bei *Parvamussium* nicht zu erkennen; bei *Placunopsis* allerdings könnte man bei den Arten *semistriata* und *socialis* an einfache Abzweigung denken.

Erwähnt sei hier noch, daß WALLER (1972, 1978) die Gattung *Parvamussium* (= *Propeamussium*) anhand eines Kladogramms, das sich auf schalenstrukturelle Unterschiede stützt, aus den Pectinidae ausgegliedert und der eigenen Familie Propeamussiidae innerhalb der Pectinacea zugewiesen hat, was dann auch JOHNSON aufgriff.

6. Literatur

Vorbemerkung: Angaben in eckigen Klammern im Anschluß an ein zitiertes Werk beziehen sich auf *Placunopsis*.

AIGNER, T., HAGDORN, H. & MUNDLOS, R. (1978): Biohermal, biostromal and storm-generated coquinas in the Upper Muschelkalk. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **157/1+2**: 42–52, 7 Abb.; Stuttgart.

ALBERTI, F. v. (1864): Überblick über die Trias, mit Berücksichtigung ihres Vorkommens in den Alpen. XX+353 S., 7 Taf.; Stuttgart. (Cotta). – [S. 66–70]

ARKELL, W. J. (1929–37): A Monograph of British Corallian Lamellibranchia. – Palaeontogr. Soc., **1927–1936**: XXX+392 S., 56 Taf.; London. – [S. 49; Taf. 3, Fig. 4–5; Taf. 52, Fig. 2]

– (1956): Jurassic Geology of the World. – XV+806 S., 102 Abb., 46 Taf.; Edinburgh & London (Oliver & Boyd).

ASSMANN, P. (1916): Die Brachiopoden und Lamellibranchiaten der oberschlesischen Trias. – Jb. k. preuß. geol. Landesanst., **36/1** (1915): 586–638, 3 Abb., Taf. 30–36; Berlin. – [S. 596; Taf. 31, Fig. 5–9]

– (1937): Revision der Fauna der Wirbellosen der oberschlesischen Trias. – Abh. preuß. geol. Landesanst., N. F. **170**: 134 S., 22 Taf.; Berlin.

Bachmann, G. H. (1979): Bioherme der Muschel *Placunopsis ostracina* (v. Schlotheim) und ihre Diagenese. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **158**/3: 381–407, 17 Abb.; Stuttgart.

Bean, W. (1839): A Catalogue of the Fossils found in the Cornbrash Limestone of Scarborough. – Mag. nat. Hist., n. S. **3**: 57–62; London.

Benecke, E. W. (1868): Über einige Muschelkalk-Ablagerungen der Alpen. – Geognost.-paläont. Beitr., **2**/1: 5–67, Taf. 1–4; München. – [S. 33; Taf. 2, Fig. 6–9: *P. filicosta*]

– (1905): Die Versteinerungen der Eisenerz-Formation von Deutsch-Lothringen und Luxemburg. – Abh. geol. Spezialkt. Elsaß-Lothringen, N. F. **6**: 598 S., 59 Taf.; Straßburg. – [S. 154; Taf. 12, Fig. 2]

Bertling, M. (1985): Paläoökologie und Sedimentologie eines hardground im Mittelkimmeridge des Kalkrieser Berges (Niedersachsen). – Dipl.-Arb. Univ. Münster (Mskr.).

– (1989): Die korallengebundenen Choriozönosen des norddeutschen Malm. – Inaug.-Diss. Univ. Münster (Mskr.).

Bittner, A. (1895): Lamellibranchiaten der alpinen Trias. I. Theil: Revision der Lamellibranchiaten von Sct. Cassian. – Abh. k. k. geol. Reichsanstalt, **18**/1: 236 S., 24 Taf.; Wien. – [S. 215–217; Taf. 23, Fig. 16–19]

Blake, J. F. & Hudleston, W. H. (1877): On the Corallian Rocks of England. – Quart. J. geol. Soc. London, **33**: 260–405, 22 Abb., Taf. 12–17; London. – [S. 263, 264: *Anomia radiata*; S. 299: *Anomia suprajurensis*]

Boehm, G. (1883): Die Bivalven der Stramberger Schichten. – Palaeontographica, Suppl. II, 4. Abt.: 493–680, Taf. 53–70; Cassel. – [S. 652–655; Taf. 70, Fig. 12–17]

Brauns, D. (1871): Der untere Jura im nordwestlichen Deutschland von der Grenze der Trias bis zu den Amaltheenthonen, mit besonderer Berücksichtigung seiner Molluskenfauna. Nebst Nachträgen zum mittleren Jura. X+493 S., 2 Taf.; Braunschweig (Vieweg). – [S. 404]

– (1874): Der obere Jura im nordwestlichen Deutschland von der oberen Grenze der Ornatenschichten bis zur Wealdenbildung, mit besonderer Berücksichtigung seiner Molluskenfauna. X+434 S., 3 Taf.; Braunschweig (Vieweg). – [S. 345]

Buvignier, A. (1852): Statistique géologique, minéralogique, métallurgique et paléontologique du Département de la Meuse. Text: 694 S., Atlas: 52 S., 32 Taf.; Paris (Baillière). – [Atlas: S. 26 u. Taf. 20, Fig. 14–27]

Contejean, Ch. (1860): Étude de l'étage Kimméridien dans les environs de Montbéliard et dans le Jura. – Mém. Soc. d'Émulation du Doubs, (3), **4** (1859): 352 S., 27 Taf.; Paris. – [S. 306, 324; Taf. 24, Fig. 5–6]

Cossmann, M. (1907): Troisième Note sur le Bathonien de Saint-Gaultier (Indre). – Bull. Soc. géol. France, (4) **7**: 225–253, 3 Abb., Taf. 7–8; Paris. – [Taf. 8, Fig. 11–12]

Cox, L. R. (1952): The Jurassic Lamellibranch Fauna of Cutch (Kachh). No. 3, Suppl. Families Pectinidae, Amusiidae, Plicatulidae, Limidae, Ostreidae and Trigoniidae. – Palaeontologia Indica, ser. 9, 3/4: 1–128, Taf. 1–12; Calcutta, Delhi & London. – [S. 45; Taf. 14a–b]

– (1969): Family Terquemiidae Cox, 1964. – *In*: Moore, R. C. (Hrsg.): Treatise on Invertebrate Paleontology. Part N, 1, Mollusca 6, Bivalvia: 380–382, Fig. C100; Lawrence/Kansas (Univ. of Kansas Press).

Cox, L. R. & Arkell, W. J. (1948): A Survey of the Mollusca of the British Great Oolite Series. Primarily a nomenclatorial Revision of the Monographs by Morris & Lycett (1851–55), Lycett (1863) and Blake (1905–1907). Part I. Revised Explanations of Plates, Morris & Lycett (Bivalves) I–XV. – Palaeontogr. Soc. Monogr. **1948**: I–XIII, 1–48; London. – [S. 16: Genus *Placunopsis*]

Crickmay, C. H. (1930): The Jurassic Rocks of Ashcroft, British Columbia. – Univ. of California Publ. in geol. Sci., **19**/2 (1929–31): 23–74, Taf. 2–7; Berkeley.

Czermiński, J. (1970) (Hrsg.): Geology of Poland. Catalogue of Fossils, **2**/2, Mesozoic. 254 S.; Warszawa (Wydawnictwa Geologiczne). – [S. 34, 79]

Dayczak-Calikowska, K. & Kopik, J. (1976): Middle Jurassic. – *In*: Sokołowski, S. (Hrsg.): Geology of Poland, Stratigraphy, **1**/2, Mesozoic: 241–332, Abb. 43–58, Tab. 17–21; Warszawa (Wydawnictwa Geologiczne). – [S. 252: Balin Oolite Limestone]

DECHASEAUX, COLETTE (1952): Classe des Lamellibranches. – *In*: PIVETEAU, J. (Hrsg.): Traité de Paléontologie. **2**: 220–364, 215 Abb.; Paris (Masson). – [S. 284–285: Anomiidae]

DUCHROW, H. & GROETZNER, J. P. (1984): Oberer Muschelkalk. – *In*: KLASSEN, H. (Hrsg.): Geologie des Osnabrücker Berglandes: 169–219, 5 Abb., 3 Anl.; Osnabrück (Naturwiss. Museum). – [S. 184, 186].

DUMORTIER, E. (1864): Études paléontologiques sur les dépôts jurassiques du Bassin du Rhône. I. Infra-Lias. 187 S., 30 Taf.; Paris (Savy). – [S. 78, 79; Taf. 14, Fig. 9, 10]

– (1869): Études paléontologiques sur les dépôts jurassiques du Bassin du Rhône. III. Lias-Moyen. 348 S., 45 Taf.; Paris (Savy). – [S. 145]

DURINGER, P. (1985): Stratégie adaptive de la croissance de *Placunopsis ostracina* SCHLOTHEIM, épizoaire du Muschelkalk supérieur (Trias germanique, Est de la France). – N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **1985/1**: 1–22, 16 Abb.; Stuttgart.

EICHWALD, E. D' (1868): Lethaea Rossica ou Paléontologie de la Russie décrite et figurée. Bd. 2, Période moyenne, Teil 2, 1304 S., Atlas mit 40 Taf.; Stuttgart (Schweizerbart).

ENGEL, Th. (1908): Geognostischer Wegweiser durch Württemberg. 3. Aufl. XXX+645 S., 261+4 Abb., 5 Profiltaf., 6 Taf., 1 Kt.; Stuttgart (Schweizerbart). – [S. 90, 115, 138, 143, 314]

FIEBELKORN, M. (1893): Die norddeutschen Geschiebe der oberen Juraformation. – Z. deutsch. geol. Ges., **45**: 378–450, 7 Abb., Taf. 12–21; Berlin. – [S. 398; Taf. 13, Fig. 6; Taf. 14, Fig. 7, 8]

FRENEIX, SUZANNE & BRETON, G. & DUBUS, B. (1986): Le Kimméridgien de Merrey-sur-Arce (Aube) et sa faune oligospécifique à *Placunopsis radiata arcensis* nov. subsp.: Révision du genre *Placunopsis* (Placunopsidae, nov. fam., Bivalvia). – Bull. trim. Soc. géol. Normandie et Amis Mus. du Havre, **72/4** (1985): 21–35, 5 Abb., 2 Taf.; Le Havre.

FÜRSICH, F. T. (1977): Corallian (Upper Jurassic) marine benthic associations from England and Normandy. – Palaeontology, **20**: 337–385, 31 Abb., 4 Tab.; London.

– (1981): Salinity-controlled benthic associations from the Upper Jurassic of Portugal. – Lethaia, **14**: 203–223, 16 Abb.; Oslo.

FÜRSICH, F. T. & PALMER, T. J. (1982): The first true anomiid bivalve? – Palaeontology, **25/4**: 897–903, 1 Abb., Taf. 99; London.

FÜRSICH, F. T. & WERNER, W. (1986): Benthic associations and their environmental significance in the Lusitanian Basin (Upper Jurassic, Portugal). – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **172/3**: 271–329, 24 Abb., 7 Tab.; Stuttgart.

– & – (1989): Taxonomy and ecology of *Juranomia calcibyssata* gen. et sp. nov. – a widespread bivalve from the Upper Jurassic of Portugal. – Geobios, **22/3**: 325–337, 9 Abb., 1 Taf., 1 Tab.; Lyon.

GEISLER, R. (1939): Zur Stratigraphie des Hauptmuschelkalks in der Umgebung von Würzburg mit besonderer Berücksichtigung der Ceratiten. – Jb. preuß. geol. Landesanst., **59** (1938): 197–248, 16 Abb., Taf. 4–8; Berlin.

GIEBEL, C. (1856): Die Versteinerungen aus dem Muschelkalk von Lieskau bei Halle. – Abh. naturwiss. Ver. Prov. Sachsen u. Thüringen, **1**: 1–71, 7 Taf.; Berlin. – [S. 13, 14; Taf. 2, 6]

GOLDFUSS, A. (1834–1840): Petrefacta Germaniae. Theil 2: 1–312, Taf. 72–165; Düsseldorf (Arnz). – [S. 19, 20; Taf. 79]

GOETEL, W. (1916): Die rhätische Stufe und der unterste Lias der subtatrischen Zone in der Tatra. – Bull. internatl. Acad. Sci. Cracovie, Cl. math.-nat., sér. A, Suppl.: 1–32; Krakau.

GWINNER, M. P. (1968): Über Muschel/Terebratel-Riffe im Trochitenkalk (Oberer Muschelkalk, mo1) nahe Schwäbisch Hall und Besigheim (Baden-Württemberg). – N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **1968**: 338–344, 4 Abb.; Stuttgart.

HAGDORN, H. (1978): Muschel/Krinoiden-Bioherme im Oberen Muschelkalk (mo1, Anis) von Crailsheim und Schwäbisch Hall (Südwestdeutschland). – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **156/1**: 31–86, 25 Abb., 2 Tab.; Stuttgart.

– (1982): The „Bank der kleinen Terebrateln" (Upper Muschelkalk, Triassic) near Schwäbisch Hall (SW-Germany) – a Tempestite Condensation Horizon. – *In*: EINSELE,

G. & Seilacher, A. (Hrsg.): Cyclic and Event Stratification: 263–285, 13 Abb.; Berlin, Heidelberg & New York (Springer).

Hagdorn, H. & Mundlos, R. (1982): Autochthonschille im Oberen Muschelkalk Südwestdeutschlands. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **164**: 38–39; Stuttgart.

Hagdorn, H. & Simon, T. (1985): Geologie und Landschaft des Hohenloher Landes. – Forschungen aus Württembergisch Franken, **28**: 186 S., 125 Abb., 3 Kt.; Sigmaringen (Thorbecke).

Hallam, A. (1961): Cyclothems, Transgressions and Faunal Change in the Lias of North-West Europe. – Trans. Edingburgh geol. Soc., **18/2**: 124–174, 7 Abb., 3 Tab.; Edinburgh & London. – [S. 147, Tab. 3]

– (1975): Jurassic Environments. IX+269 S., zahlr. Abb. u. Tab.; Cambridge (Cambridge University Press).

Hayek, G. v. (1885): Handbuch des Zoologie, 3. 460 S., 763 Abb.; Wien (C. Gerold).

Hölder, H. (1940): Muschelbänke mit Treibholz: Ein neuer Beitrag zur Muschelfauna der schwäbischen Angulatenschichten. – N. Jb. Mineral., Geol., Paläont., Beil.-Bd. **83 B**: 235–245, 3 Abb., Taf. 8; Stuttgart.

– (1961): Das Gefüge eines *Placunopsis*-Riffs aus dem Hauptmuschelkalk. – Jber. u. Mitt. oberrh. geol. Ver., N. F. **43**: 41–48, 2 Abb., Taf. 2; Stuttgart.

– (1962): Muschelriffe im Muschelkalk. – Natur u. Museum, **92/7**: 243–252, 5 Abb.; Frankfurt a. M.

– (1972): Endo- und Epizoen von Belemnitenrostren (*Megateuthis*) im nordwestdeutschen Bajocium (Mittlerer Jura). – Paläont. Z., **46**: 199–220, 16 Abb., 1 Taf.; Stuttgart.

– (1978): Über die Pectiniden-Gattung *Parvamussium* im Jura. – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **38**: 37 S., 12 Abb., 6 Taf.; Stuttgart.

Holzapfel, E. (1889): Die Mollusken der Aachener Kreide. II. – Palaeontographica, **35**: 139–268, Taf. 8–29; Stuttgart. – [Taf. 26, Fig. 22a]

Imlay, R. W. (1961): Characteristic Lower Cretaceous megafossils from northern Alaska. – Geol. Survey prof. Paper, **335**: IV–74 S., 1 Abb., 20 Taf.; Washington.

Johnson, A. L. A. (1984): The palaeobiology of the bivalve families Pectinidae and Propeamussiidae in the Jurassic of Europe. – Zitteliana, **11**: 235 S., 213 Abb., 4 Tab., 11 Taf., 2 Anl.; München.

Joukowsky, E. & Favre, J. (1913): Monographie géologique et paléontologique du Salève (Haute Savoie, France). – Mém. Soc. Phys. Hist. nat. Genève, **37** (1911–1913): 295–523, 56 Abb., 29 Taf.; Genève.

Judd, J. W. (1871): On the Anomalous Mode of Growth of Certain Fossil Oysters. – Geol. Mag., **8**: 355–359, Taf. 9; London. – [S. 356; Taf. 9, Fig. 1a, b, 2: 2 Ex. mit allomorphen Skulpturen]

Jux, U. & Omara, S. (1983): *Pachypteria sinaitica* n. sp. – eine aufgewachsene austernähnliche Muschel aus dem Unterkarbon Ägyptens. – Paläont. Z., **57/1–2**: 79–91, 5 Abb.; Stuttgart.

Kelber, K.-B. (1974): Terebratel/Placunopsiden-Riffe im basalen Hauptmuschelkalk Unterfrankens. – Der Aufschluß, **25**: 643–645, 3 Abb.; Göttingen.

Kelly, S. R. A. (1984): Bivalvia in the Spilsby Sandstone and Sandringham Sands (late Jurassic – early Cretaceous) of eastern England. – Palaeontogr. Soc. Monogr., pt. I, 94 S., 20 Taf.; London. – [S. 65–66; Taf. 9–13]

Krause, P. G. (1909): Über Diluvium, Tertiär, Kreide und Jura in der Heilsberger Tiefbohrung. – Jb. k. preuß. geol. Landesanst., **29** (1908), Teil I: 185–325, 2 Taf. im Text + Taf. 3–8; Berlin. – [S. 258–260; Taf. 4]

Krumbein, W. (1963): Über Riffbildung von *Placunopsis ostracina* im Muschelkalk von Tiefenstockheim bei Marktbreit in Unterfranken. – Abh. naturwiss. Ver. Würzburg, **4**: 1–15, 6 Abb.; Würzburg.

Kuhn, O. (1935): Weitere Beiträge zur Fauna des untersten Lias in Schwaben und Franken. – Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ., **91**: 2–18, Taf. 1–3; Stuttgart.

Lahusen, J. (1883): Die Fauna der Jurassischen Bildungen des Rjasan'schen Gouvernements. – Mém. Com. géol., 1/1. –

Langenhan, A. (1903, 1911): Versteinerungen der deutschen Trias (des Buntsandsteins, Muschelkalks und Keupers). 1. Aufl. (1903): 22 S., 17 Taf., mehrere Abb.; Liegnitz

(Selbstverlag). – 2. Aufl. (1911): 10 S., 28 Taf., mehrere Abb., 2 Profile; Friedrichsroda (Selbstverlag).

Laube, G. C. (1867): Die Bivalven des Braunen Jura von Balin mit Berücksichtigung ihrer geognostischen Verbreitung in Frankreich, Schwaben, England und anderen Ländern. – Denkschr. math.-naturwiss. Cl. kais. Akad. Wiss. Wien, **27**/2: 11–61, Taf. 1–5; Wien. – [S. 16; Taf. 1, Fig. 7–8]

Lewinski, J. (1923): Monographie géologique et paléontologique du Bononien de la Pologne. – Mém. Soc. géol. France, Paléont., **24**/3+4 und **25**/4. Auch separat publiziert als Mémoir **56**, 1. Teil (1923): 1–56, Abb. 1–4, Taf. 1–8 (8–15 d. Gesamtbandes) und 2. Teil (1923): 57–108, Abb. 5–13,Taf. 9–11 (14–16); Paris.

Linck, O. (1956): Echte und unechte Besiedler (Epoeken) des deutschen Muschelkalk-Meeres. – Aus der Heimat, **64**/9+10: 161–169, Taf. 33–36; Öhringen.

Linstow, O. v. (1907): Die organischen Reste der Trias von Lüneburg. – Jb. k. preuß. geol. Landesanst., **24** (1903): 129–164, Taf. 12; Berlin. – [S. 136; Taf. 12, Fig. 1–5, 10–13]

Loriol, P. de (1888): Études sur les mollusques des couches coralligènes de Valfin (Jura). 3^{e} partie. – Mém. Soc. paléont. Suisse, **15**: 225–369, Taf. 24–37; Genève.

– (1892): Études sur les mollusques des couches coralligènes inférieures du Jura Bernois. 4^{e} partie. – Mém. Soc. paléont. Suisse, **19**; 261–419, Taf. 28–37; Genève. – [S. 339; Taf. 35, Fig. 7–8; Taf. 36, Fig. 1–2]

Loriol, P. & Cotteau, G. (1868): Monographie géologique et paléontologique de l'étage Portlandien du Département de l'Yonne. – Bull. Soc. Sci. hist. et. natur., 2. Ser., **21**: 437–603 + 168–260, 15 Taf.; Auxerre. – [Taf. 16, Fig. 6: *Anomia suprajurensis* Buv.]

Loriol, P. de & Pellat, E. (1867): Monographie paléontologique et géologique de l'étage Portlandien des environs de Boulogne-sur-Mer. – Mém. Soc. Phys. Genève, **19**: 1–200, Taf. 1–11; Genève. – [S. 116; Taf. 11, Fig. 5]

– & – (1875–76): Monographie paléontologique et géologique des étages supérieurs de la formation jurassique des environs de Boulogne-sur-Mer. – Mém. Soc. Phys. Genève, **23**: 252–407, Taf. 1–10 + **24**: 1–326, Taf. 11–26; Genève. – [**24**: 229–233; Taf. 25, Fig. 2–4, 7–9, non 5, 6]

Loriol, P. de & Schardt, H. (1883): Étude paléontologique et stratigraphique des couches à Mytilus des Alpes Vaudoises. – Mém. Soc. paléont. Suisse, **10**/2: 140 S., 12+3 Taf.; Genève. – [S. 76; Taf. 12, Fig. 1–3]

Lycett, J. (1863): Supplementary Monograph on the Mollusca from the Stonesfield Slate, Great Oolite, Forest Marble, and Cornbrash. – Palaeontogr. Soc. Monogr.: 129 S., Taf. 31–45; London. – [Taf. 33, Fig. 9: *Placunopsis semistriatus* Bean]

Mägdefrau, K. (1932): Über einige Bohrgänge aus dem Unteren Muschelkalk von Jena. – Paläont. Z., **14**: 150–160, 4 Abb., Taf. 5; Berlin.

Makowski, H. (1952): La faune callovienne de Luków en Pologne. – Palaeontologia Polonica, 4: X+64 S., 12 Abb., 9 Taf.; Warszawa. – [S. 17: *Placunopsis jurensis* Morris & Lycett. Mittl. Bathon.-Callov.]

Malinowska, Lidia (1980) (Hrsg.): Budowa geologiczna Polski. **3**. Atlas, part 2b, Mezozoik, Jura. 641 S., 180 Taf., 27 Tab.; Warszawa (Wydawnictwa Geologiczne). – [S. 393; Taf. 125, Fig. 7: *Placunopsis zuberi* Lewiński]

Mayer, G. (1959): Muschelkalkaufschlüsse im südlichen Kraichgau. I. Obergrombach. – Der Aufschluß, **10**: 329–332, 2 Abb.; Heidelberg & Göttingen.

– (1979): *Placunopsis plana* Giebel mit Farbstreifen aus dem Hauptmuschelkalk von Bruchsal und Schaffhausen. – Der Aufschluß, **30**: 292–294, 2 Abb.; Heidelberg.

Meischner, D. (1968): Perniciöse Epökie von *Placunopsis* auf *Ceratites*. – Lethaia, **1**: 156–174, 10 Abb.; Oslo.

Morris, J. (1845): A catalogue of the British fossils. 2. Aufl. (1854). 372 S.; London.

Morris, J. & Lycett, J. (1853): A Monograph of the Mollusca from the Great Oolite, chiefly from Minchinhampton and the coast of Yorkshire. Pt. 2, Bivalves. – Palaeontogr. Soc. Monogr.: S. 1–147, Taf. 1–15; London. – [S. 6; Taf. 1, Fig. 8]

Müller, A. H. (1955): Beiträge zur Stratonomie und Ökologie des germanischen Muschelkalkes. – Geologie, **4**: 285–297, 1 Abb., 3 Taf.; Berlin.

– (1980): Lehrbuch der Paläozoologie. **2**. Invertebraten, Teil 1. 3. Aufl. 628 S., 722 Abb.; Jena (G. Fischer).

Niemeyer, J. (1980): Invertebraten- und Vertebraten-Fauna aus dem Muschelkalk von Siles (Jaén), Spanien. – Diss. Univ. Münster (Mskr.).

Nötling, F. (1880): Die Entwicklung der Trias in Niederschlesien. – Z. deutsch. geol. Ges., **32**: 300–349, Taf. 13–15; Berlin. – [S. 322]

Oppel, A. (1856–1858): Die Juraformation Englands, Frankreichs und des südwestlichen Deutschlands, nach ihren einzelnen Gliedern eingetheilt und verglichen. – Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ., **12/2+3** (1856): 121–556; **13/2** (1857): 141–288; **13/3** (1858): 289–396; **14/2+3** (1858): 129–291; 64 Tab., 1 Kt.; Stuttgart.

Orbigny, A. de (1852): Cours élémentaire de paléontologie et géologie stratigraphique. **2**. 848 S., 628 Abb.; Paris (Masson).

Peron, A. (1906): Études paléontologiques sur les terrains du Départment le l'Yonne. – Bull. Soc. Sci. Hist. nat. Yonne, **59** (1905): 33–266, 11 Taf.; Auxerre & Paris.

Pfeiffer, W. & Heubach, K. (1930): Geologie von Heilbronn. – Erdgeschichtl. u. landesk. Abh. aus Schwaben und Franken, **12**: 151 S., 83 Abb.; Öhringen. – [S. 30, Bild 17: „*Ostrea sessilis*"]

Philippi, E. (1898): Die Fauna des unteren Trigonodus-Dolomits vom Hühnerfeld bei Schwieberdingen und des sogenannten „Cannstatter Kreidemergels". – Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ., **54**: 145–227, Taf. 4–9; Stuttgart. – [S. 150; Taf. 7, Fig. 10]

Phillips, J. (1829): Illustrations of the Geology of Yorkshire or, A description of the strata and organic remains of the Yorkshire Coast. 192 S., 14 Taf., 1 Kt., 9 Profil-Taf.; York (Th. Wilson). – 2. Aufl. 1835; 3. Aufl. (Hrsg. R. Etheridge) 1875.

Pictet, F. J. (1855): Traité de Paléontologie ou Histoire naturelle des animaux fossiles considérés dans leurs rapports zoologiques et géologiques. 2. Aufl., Bd. 3, 654 S., Atlas mit 110 Taf.; Paris, London & Madrid (Baillère). – [S. 647; Taf. 85, Fig. 9: Wiedergabe von Morris' & Lycetts Taf. 1, Fig. 8a, c]

Quenstedt, F. A. (1851): Das Flözgebirge Württembergs. 2. Aufl. VIII+578 S.; Tübingen (Laupp).

– (1851–1852): Handbuch der Petrefaktenkunde. 1.+2. Lief. (1851): 1–528, Taf. 1–42; 3. Lief. (1852): 529–792, Taf. 43–62; Tübingen (Laupp). – 3. Aufl. 1885.

– (1856–57): Der Jura. 1.+2. Lief. (1856): 1–368, Taf. 1–48; 3.+4. Lief. (1857): 369–842, Taf. 49–100; Tübingen (Laupp).

– (1860–1861): Epochen der Natur. Lief. 1+2 (1860): 1–512; Lief. 3 (1861): 513–853; zahlr. Abb.; Tübingen (Laupp).

– (1877): Begleitworte zu der Geognostischen Specialkarte von Württemberg. Atlasblätter Balingen und Ebingen. 48 S.; Stuttgart.

– (1882–1887): Die Ammoniten des Schwäbischen Jura. 1. Der Schwarze Jura (Lias) (1882–1885): 1–440, 6 Abb., Taf. 1–54; 2. Der Braune Jura (1886–1887): 441–815, 4 Abb., Taf. 55–90; 3. Der Weisse Jura (1887–1888): 817–1140, Taf. 91–126; Stuttgart (Schweizerbart). Nachdruck 1973 bei Schweizerbart, Stuttgart.

Quenstedt, W. (1951): Über grundlegende Begriffe der Stratigraphie und ihre Anwendung. – Acta Albertina, 20 (1951/52): 47–52; Regensburg.

Roemer, F. A. (1835–1836): Die Versteinerungen des norddeutschen Oolithen-Gebirges. 1. Lief. (1835): I–IV, 1–74, Taf. 1–12; 2. Lief. (1836): 75–218, Taf. 13–16; Hannover (Hahn). – [S. 66; Taf. 16, Fig. 4: „*Placuna jurensis* Nob."]

Roemer, J. (1911): Die Fauna der Aspidoides-Schichten von Lechstedt bei Hildesheim. – Diss. Univ. Göttingen, 65 S., 12 Taf.; Göttingen. – [Taf. 2, Fig. 2 u. 3]

Roll, A. (1931): Die Stratigraphie des Oberen Malm im Lauchertgebiet (Schw. Alb) als Unterlage für tektonische Untersuchungen. – Abh. preuß. geol. Landesanst., N. F. **135**: 1–164, 22 Abb., 7 Taf.; Berlin.

Schäfer, Priska (1979): Fazielle Entwicklung und palökologische Zonierung zweier obertriadischer Riffstrukturen in den nördlichen Kalkalpen („Oberrhät"-Riff-Kalke, Salzburg). – Facies, **1**: 3–245, 46 Abb., 18 Tab., Taf. 1–21; Erlangen. – [S. 25]

Schauroth, C. v. (1857): Die Schalthierreste der Lettenkohlenformation des Großherzogtums Coburg. – Z. deutsch. geol. Ges., **9**: 85–148, Taf. 5–7; Berlin. – [S. 90–94; Taf. 6, Fig. 1–8]

Schlippe, A. O. (1888): Die Fauna des Bathonien im oberrheinischen Tieflande. – Abh. geol. Specialkarte Elsaß-Lothringen, **4/4**: 267 S., 9 Abb., 8 Taf.; Straßburg.

SCHLOTHEIM, E. F. v. (1820): Die Petrefactenkunde auf ihrem jetzigen Standpunkte durch die Beschreibung einer Sammlung versteinerter und fossiler Überreste des Thier- und Pflanzenreichs der Vorwelt. 437 S., Taf. 15–29; Gotha (Becker). – Nachträge, Teil 1 (1822): 100 S., Taf. 1–21; Teil 2 (1823): 114 S., Taf. 22–37.

SCHMID, E. E.- & SCHLEIDEN, M. J. (1846): Die geognostischen Verhältnisse des Saalthales bei Jena. 72 S., 5 Taf.; Leipzig (Engelmann). – [S. 19; Taf. 4, Fig. 1]

SCHMIDT, M. (1928): Die Lebewelt unserer Trias. 461 S., 1220 Abb.; Öhringen (Rau).

– (1936): Fossilien der spanischen Trias. – Abh. Heidelberger Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., **22**: 1–8, 18–140, 66 Abb., Taf. 3–6; Heidelberg.

SCHWARZ, H.-U. (1970): Zur Sedimentologie und Fazies des Unteren Muschelkalkes in Südwestdeutschland und angrenzenden Gebieten. – Diss. Univ. Tübingen, 297 S., 63 Abb., 14 Taf. (Karten, Profile), 136 Fig. auf 25 Bildtaf.; Tübingen. – [S. 63: *Placunopsis* auf Hartgründen]

SEEBACH, K. v. (1861): Die Conchylien-Fauna der Weimarischen Trias. – Z. deutsch. geol. Ges., **13**: 551–666, Taf. 14–15; Berlin. – [S. 570–572; Taf. 14, Fig. 5: *Anomia beryx* GIEBEL: Schrägskulptur noch nicht als Anomalie erkannt]

SEILACHER, A. (1954): Ökologie der triassischen Muschel *Lima lineata* (SCHLOTH.) und ihre Epöken. – N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **1954**: 163–183, 8 Abb.; Stuttgart.

SOKOŁOWSKI, S. (1976): siehe DAYCZAK-CALIKOWSKA, K. & KOPIK, J.

SPATH, L. F. C. (1936): The Upper Jurassic Invertebrate Faunas of Cape Leslie, Milne Land. II. Upper Kimmeridgian and Portlandian. – Medd. Grønland, **99/3**: 180 S., 2 Abb., 50 Taf.; København.

STOLICZKA, F. (1870–1871): Cretaceous fauna of southern India. 3. Pelecypoda. – Palaeontologia Indica , ser. 6, **3**: 357 S., 50 Taf.; Calcutta.

STOLL, ELISABETH (1934): Die Brachiopoden und Mollusken der pommerschen Doggergeschiebe. – Abh. geol.-paläont. Inst. Greifswald, **13**: 1–62, 2 Abb., 3 Taf.; Greifswald. – [S. 22; Taf. 2, Fig. 15]

STOPPANI, A. (1860–1865): Géologie et paléontologie des couches à *Avicula contorta* en Lombardie. – Paléontologie Lombarde. 3. 267 S., 60 Taf.; Milan (Bernardoni).

STRUCKMANN, C. (1871): Die Pteroceras-Schichten der Kimmeridge-Bildung bei Ahlem unweit Hannover. – Z. deutsch. geol. Ges., **23**: 214–230; Berlin. – [S. 216]

– (1878): Der Obere Jura der Umgegend von Hannover. VIII+169 S., 8 Taf.; Hannover (Hahn).

STRUVE, W. (1980): Zur Paläökologie fixo-sessiler articulater Brachiopoden aus dem Rheinischen Gebirge. – Senckenbergiana lethaea, **60/4–6**: 399–433, 2 Abb., 8 Taf.; Frankfurt a. M.

TAN, F. C. & HUDSON, J. D. (1974): Isotopic studies on the palaeoecology and diagenesis of the Great Estuarine Series (Jurassic) of Scotland. – Scott. J. Geol., **10/2**: 9–128, 11 Abb., 6 Tab.; Edinburgh. – [S. 107–109: *Placunopsis* marin bis randmarin]

TATE, R. (1873): On the Palaeontology of Skye and Raasay. [Anhang zu J. BRICE.] – Quart. J. geol. Soc., **29**: 339–351, Taf. 12; London.

TERQUEM, O. (1855): Paléontologie de l'étage inférieur de la formation liasique de la province de Luxembourg, Grand-Duché (Holland) et de Hettange du département de la Moselle. – Mém. Soc. géol. France, (2), **5/2**: 219–343, Taf. 12–26; Paris. – [S. 330, Taf. 25, Fig. 5+6]

TERQUEM, O. & PIETTE, E. (1865): Le Lias inférieur de l'Est de la France comprenant la Meurthe, la Moselle, le Grand-Duché de Luxembourg, la Belgique et la Meuse. – Mém. Soc. géol. France, (2) **8**: 175 S., 18 Taf.; Paris. – [S. 112–113; Taf. 14, Fig. 4, 5]

TERQUEM, O. & JOURDY, E. (1869): Monographie de l'étage Bathonien dans le Département de la Moselle. – Mém. Soc. géol. France, (2) **9**: 175 S., 14 Taf.; Paris.

THURMANN, J. & ETALLON, A. (1861–1864): Lethaea Bruntrutana ou études paléontologiques et stratigraphiques sur les Terrains Jurassiques supérieures du Jura Bernois et en particulier des environs de Porrentruy. 1. Lief. (1861): 1–145, Taf. 1–13; 2. Lief. (1862): 146–353, Taf. 14–49; 3. Lief. (1864): 354–500, Taf. 50–62, Taf. A–C; Zürich. – [Taf. 40, Fig. 5–8: „*Anomia*"]

TRAUTSCHOLD, H. (1861): Der Moskauer Jura, verglichen mit dem Westeuropäischen. – Z. deutsch. geol. Ges., **13**: 361–452; Berlin. – [S. 396: *Anomia gingensis* QU.]

TURNŠEK, D., SEYFRIED, H. & GEYER, O. F. (1975): Geologische und paläontologische Untersuchungen an einem Korallen-Vorkommen im subbetischen Unterjura von Murcia (Südspanien). – Acad. Sci. et Art. Slov., Cl. IV: Hist. nat., Razprave, Diss., **18**/5: 120–151, 1 Abb., 1 Tab., 25 Taf.; Ljubljana.

VOGEL, K. (1963): Riff, Bioherm, Biostrom – Versuch einer Begriffserklärung. – N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **1963**/12: 680–688, 1 Abb.; Stuttgart.

WAGNER, G. (1913): Beiträge zur Stratigraphie und Bildungsgeschichte des Oberen Hauptmuschelkalks und der Unteren Lettenkohle in Franken. – Geol. u. paläont. Abh., **12**/3: 180 S., 31 Abb., 9 Taf.; Jena. – [S. 150–152; Abb. 5–8]

– (1936): Riffbildung als Maßstab geologischer Zeiträume. – Aus der Heimat, **49**/6: 157–160, 5 Abb., Taf. 49–51; Öhringen.

WALLER, T. R. (1972): The functional significance of some shell microstructures in the Pectinacea (Mollusca: Bivalvia). – Int. geol. Congr., 24th session, Montreal, Canada, Sect. 7, Paleontology: 48–56, 3 Abb.; Montreal.

– (1978): Morphology, morphoclines and a new classification of the Pteriomorpha (Mollusca, Bivalvia). – Phil. Trans. r. Soc. London, B, **284**: 345–365, 2 Abb.; London.

WARTH, M. (1979): Die Haßmersheimer Schichten (unterer Hauptmuschelkalk) von Remseck-Neckarrems. Fazies und Fossilinhalt. – Jh. Ges. Naturk. Württ., **134**: 142–154, 4 Abb.; Stuttgart.

WHITEAVES, J. F. (1861): On the Palaeontology of the Coralline Oolites of the Neughbourhood od Oxford. – Ann. Mag. nat. Hist., (3) **8:** 142–147, 1. Taf.; London.

– (1900): On some additional and imperfectly understood fossils from the Cretaceous rocks of the Queen Charlotte Islands, with a revised list of species from these rocks. – Geol. Survey Canada, Mesozoic Fossils, **1**: 263–307.

WINKLER, A. G. (1859): Die Schichten der *Avicula contorta* inner- und außerhalb der Alpen. – Habil.-Schrift Univ. München, 51. S., 2 Taf.; München.

– (1861): Der Oberkeuper, nach Studien in den bayrischen Alpen. – Z. deutsch. geol. Ges., **13**: 459–521, Taf. 5–9; Berlin. – [Taf. 5]

WÓJCIK, K. (1914): Jura Kruhela Wielkiego pod Przemyślem. IV. – Rozpr. Akad. Um., Nauki biol., Ser. 3, **14 B**/1: 141–182, 3 Abb.; Kraków. – [S. 152 (Fossilliste): *Placunopsis*? *Blauenensis* LOR., *Pl. Strambergensis* REMEŠ]

WURM, A. (1912): Untersuchungen über den geologischen Bau und die Trias von Aragonien. – Z. deutsch. geol. Ges., **63** (1911): 38–174, 26 Abb., Taf. 5–7; Berlin. – [S. 107; Taf. 6, Fig. 13]

ZACHAROV, V. A. (1966): (Oberjurassische und unterkretazische Muscheln (Anisomyaria) aus Nordsibirien und ihre Lebensweise.) – Akad. Nauk SSSR, 189 S., 23 Abb., 3 Tab., 46 Taf.; Moskva. – [Russisch] – [S. 116; Taf. 41, Fig. 3; Taf. 42, Fig. 2–3: *Anomia spathi*]

ZELLER, F. (1908): Beiträge zur Kenntnis der Lettenkohle und des Keupers in Schwaben. – N. Jb. Mineral. Geol. Paläont., Beil.-Bd., **25**: 1–134, Taf. 1–3; Stuttgart.

ZIEGLER, B. (1972): Einführung in die Paläobiologie. 1. Allgemeine Paläontologie. 245 S., 249 Abb.; Stuttgart. – [S. 154, Abb. 171: Lebendstellung von *Placunopsis* nach SEILACHER]

ZITTEL, K. A. (1870): Fauna der aeltern cephalopodenführenden Tithonbildungen. – Palaeontographica, Suppl. II, 1. Abt.: 1–192, Taf. 1–15; Cassel. – [S. 124; Taf. 12, Fig. 24, 25: *Placunopsis tatrica*; BOEHM 1883 aber: „non Fig. 25"!]

Der Text enthält eine Anzahl weiterer, in dieses Verzeichnis nicht aufgenommener Literaturhinweise.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. H. Hölder, Besselweg 51, M.-Gievenbeck, D-4400 Münster/Westfalen.

Tafel 1

Placunopsis ostracina (v. SCHLOTHEIM) aus dem Hauptmuschelkalk

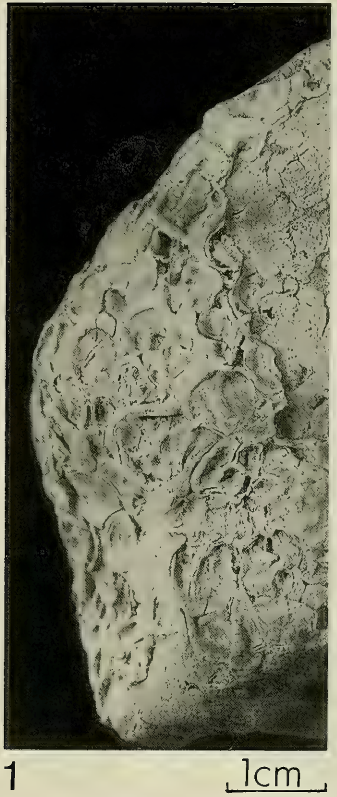
Fig. 1. Ausschnittsbild eines mit *Placunopsis* dicht besiedelten Ceratiten-Steinkerns, im Zwickel rechts oben auch auf der Innenseite der weggelösten Wohnkammerschale. mo 3 (Dolomitische Mergel beta), Nitzenhausen b. Künzelsau. Muschelkalk-Museum HAGDORN Ingelfingen (MHI), 1184/3.

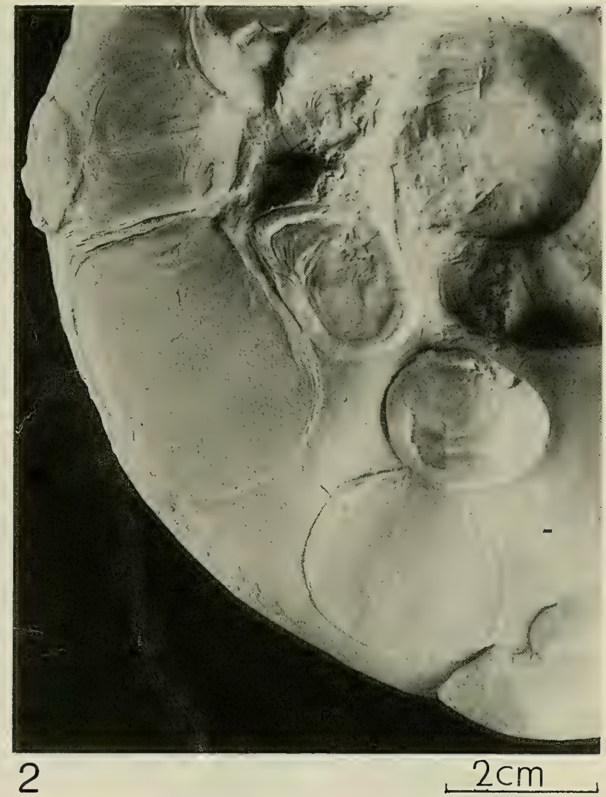
Fig. 2. Ceratiten-Steinkern mit böschungsorientiertem *Placunopsis*-Bewuchs auf der Wohnkammer, mit und ohne Raumnot, zwei untere Klappen mit wenigen schwachen Radiallinien, darüber doppelklappige Exemplare. mo 1, Wollmershausen b. Crailsheim. MHI 1184/4; (Ausschnitt aus HAGDORN & SIMON 1985, Abb. 40).

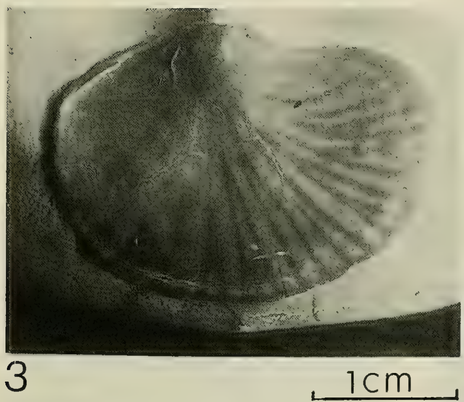
Fig. 3. Unterklappe auf Ceratiten-Steinkern mit radialem Farbmuster. mo 1, Wollmershausen. MHI 1184/1.

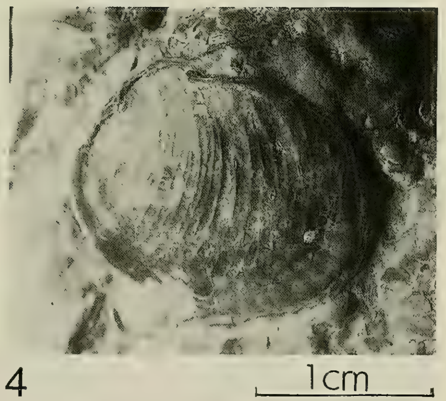
Fig. 4. Doppelklappiges Exemplar mit aufgebogenem Rand, Oberklappe mit allomorpher Skulptur und randlichen Rippen (nicht Farbstreifen!). mo 3, Nitzenhausen b. Künzelsau. MHI 1184/2.

Phot. H. HAGDORN.


1


2


3


4

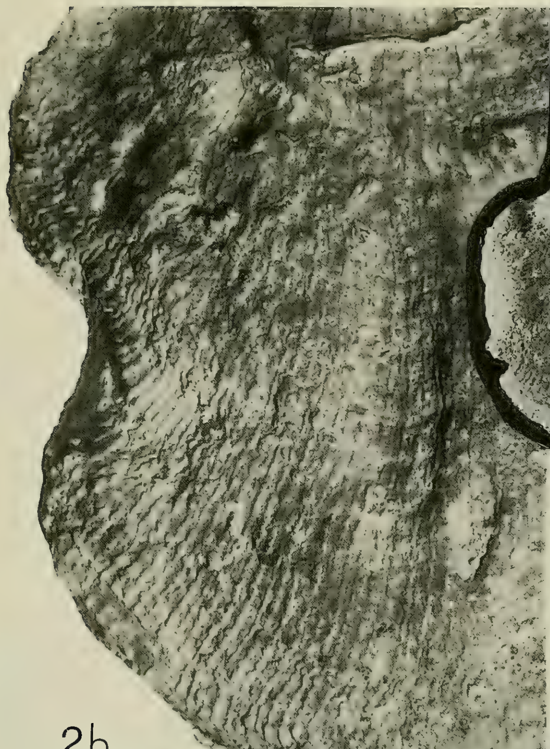
Tafel 2

Fig. 1. *Placunopsis fibrosa* Laube, Holotypus (Laube 1867, Taf. 1, Fig. 7) Mittlerer Jura (Bathonium), Balin b. Krakau.

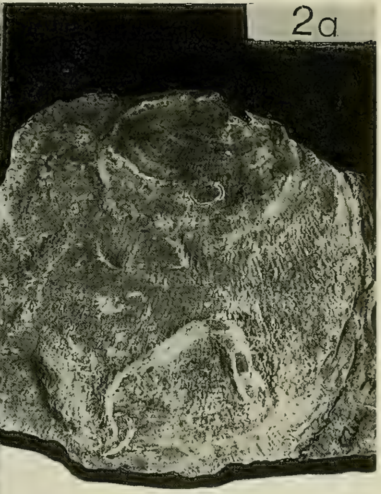
Fig. 2. *Placunopsis gingensis* (Quenstedt), Holotypus (Quenstedt 1857 [Jura 1856–57], Taf. 51, Fig. 9.). Brauner Jura delta (Mittl. Bajocium), Gingen a. d. Fils. Geolog.-paläontol. Inst. Univ. Tübingen. – a: × 2; b: vergrößerter Ausschnitt, × 5.

Fig. 3. Problematische Muschel-Struktur auf Belemnitenrostrum, Mittl. Bajocium, Ledde b. Tecklenburg. Bei Hölder 1972, Abb. 10 u. Taf. 28, Fig. h als *Placunopsis fibrosa* abgebildet. Geol.-paläont. Inst. Univ. Münster B. 6. 609. – × 6,5.

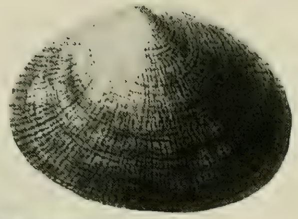
Fig. 4. *Placunopsis gingensis* (Quenstedt). Oberes Bild: Konkave Innenfläche der durch zufälligen Hammerschlag abgesprengten hauchdünnen äußersten Schalenschicht mit zarter, scharfer Radialskulptur. Unteres Bild (seitenverkehrt zum oberen, schwarze Punkte deckungsgleich): Die dem vorderen (im oberen Bild links unten liegenden) Teil dieser Innenfläche anliegende konvexe Oberseite der zweitinneren Schalenschicht mit etwas stumpferer, leicht tuberkulierter Radialskulptur. Vermutlich Mittl. Brauner Jura (Bajocium) mit *Sonninia*-Bruchstück im Nebengestein, „Hagenberg", Lippeland. Geol.-paläont. Inst. Univ. Münster B 6. A–3. 4. – × 3,2.



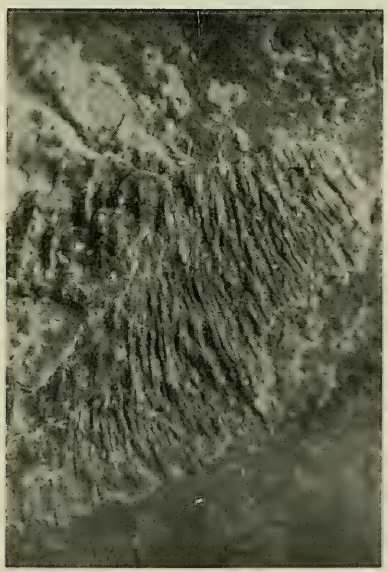
2b



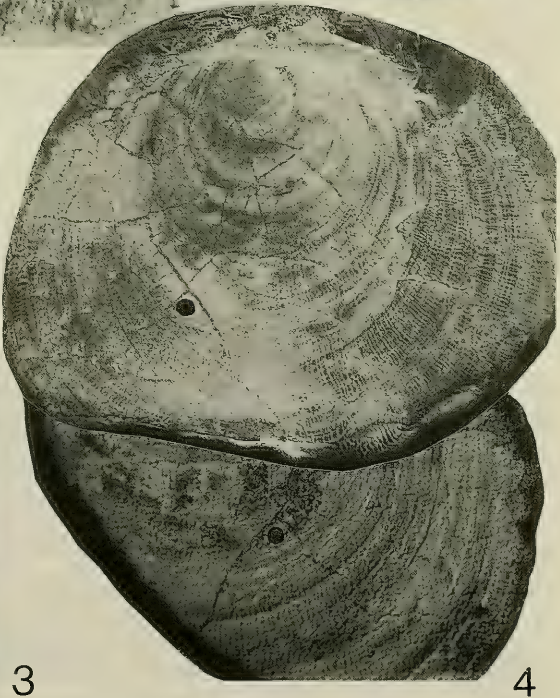
2a



1



3



4

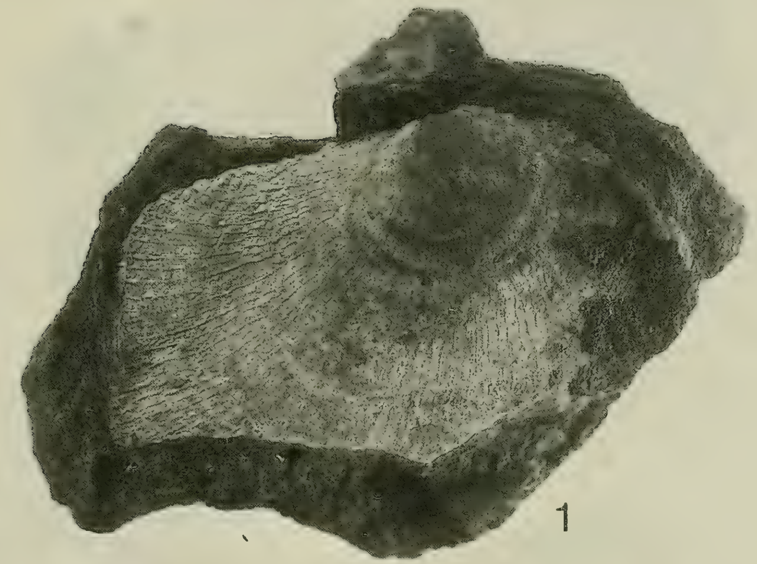
Tafel 3

Asymmetrische Formen der *fibrosa-gingensis*-Gruppe.

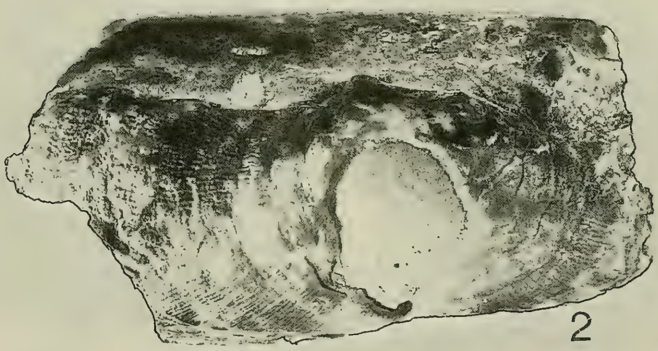
Fig. 1. *Placunopsis fibrosa* LAUBE, Exemplar ohne erhaltene Unterlage. Falls es sich um die linke Oberklappe handelt, erstreckt sich die Schale asymmetrisch nach vorn; doch ist auch an die rechte Unterklappe eines freilebenden Exemplars mit normaler Rückwärtserstreckung oder aber an die rechte Oberklappe eines ausnahmsweise links aufgewachsenen Exemplars zu denken. Brauner Jura beta (Ob. Aalenium), Hirschhof b. Aalen. Staatl. Mus. f. Naturk. Stuttgart 26917 (Slg. JAEGER). – × 2.

Fig. 2. *Placunopsis gingensis* (QUENSTEDT) = Abb. 7a. Gewölbte Oberklappe auf Belemnitenrostrum (*Megateuthis gigantea*), vorwärts gestreckt, falls linke Klappe. Mittl. Brauner Jura, Schwäbischer Jura (ohne nähere Fundortsangabe). Geol.-paläontol. Inst. Univ. Tübingen. GPIT 1665/1. – × 2, 4.

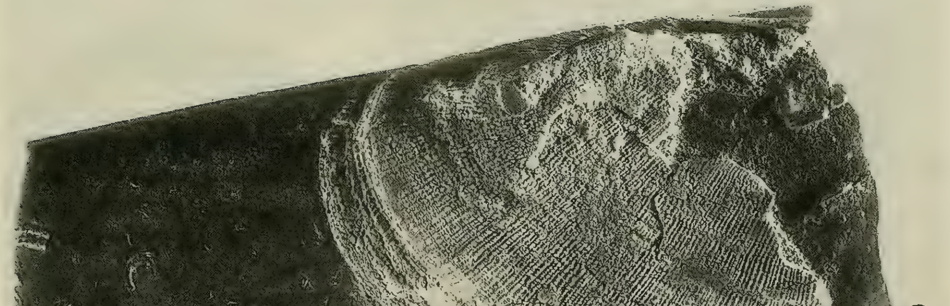
Fig. 3. *Placunopsis gingensis* (QUENSTEDT), asymmetrsich verlängerter Schalenteil auf *Megateuthis*, Brauner Jura delta oder epsilon, Laufen a. d. Eyach. Staatl. Mus. f. Naturk. Stuttgart 26918. – × 2.



1



2



3

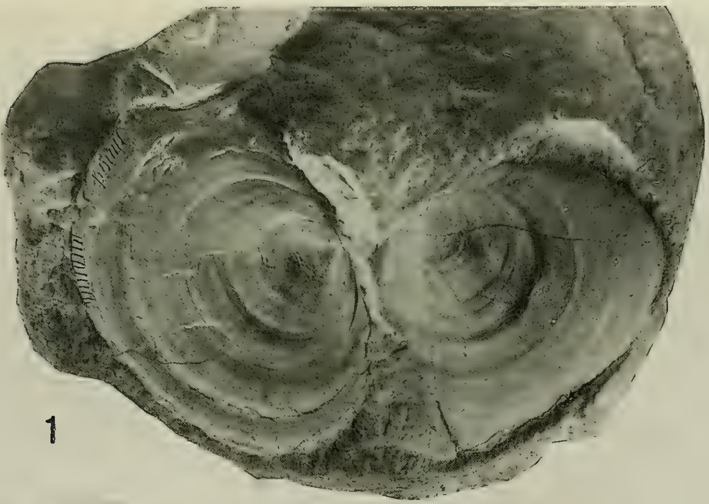
Tafel 4

Fig. 1. *Placunopsis lycetti* de Loriol, doppelklappig. Weißer Jura epsilon (Ob. Kimmeridgium), Gerhausen (Schwäbische Alb). Geol.-paläontol. Inst. Univ. Tübingen. GPIT 1665/7. – × 2.

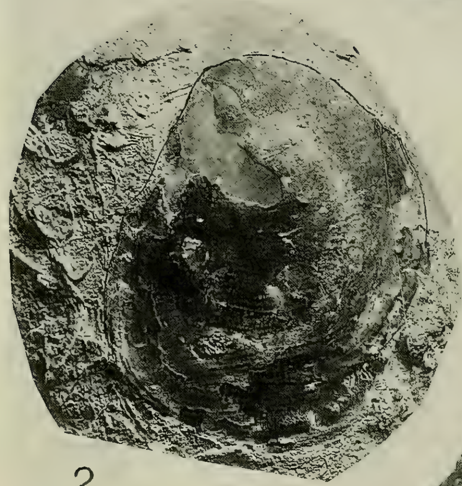
Fig. 2. ? *Placunopsis* auf *Lytoceras wrighti* Buckman. Lias zeta (Oberes Toarcium) Hesselberg. Slg. Dr. R. Schlegelmilch, Aalen. – × 1. (Vgl. Abb. 5a).

Fig. 3. *Placunopsis* cf. *lycetti* de Loriol. Callovium, Chaumithon (Dept. Sarthe). Mus. f. Naturkunde Berlin MB – M 266. – × 1.

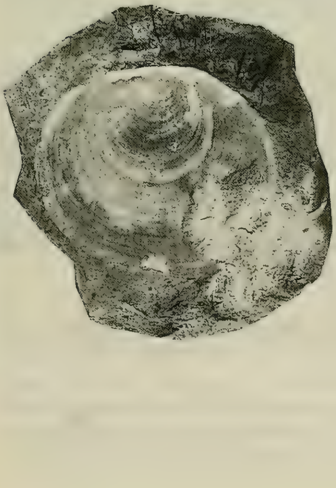
Fig. 4. *Lopha marshi* (Sow.), auf Belemnit aufgewachsen. Durchgepauste Anwachsfläche der hier sichtbaren Oberklappe nicht allomorph glatt, sondern mit neu entwickelter „placunopsoider“ Eigenskulptur. Brauner Jura delta (Mittl. Bajocium), Neidlingen. Slg. R. Flaig, Unterensingen, Nr. 112. – × 1.



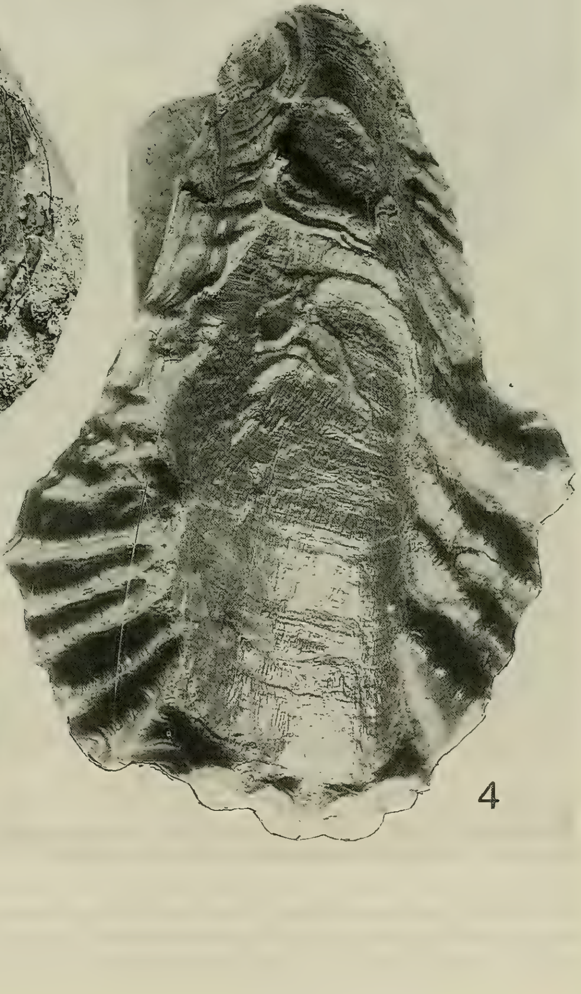
1



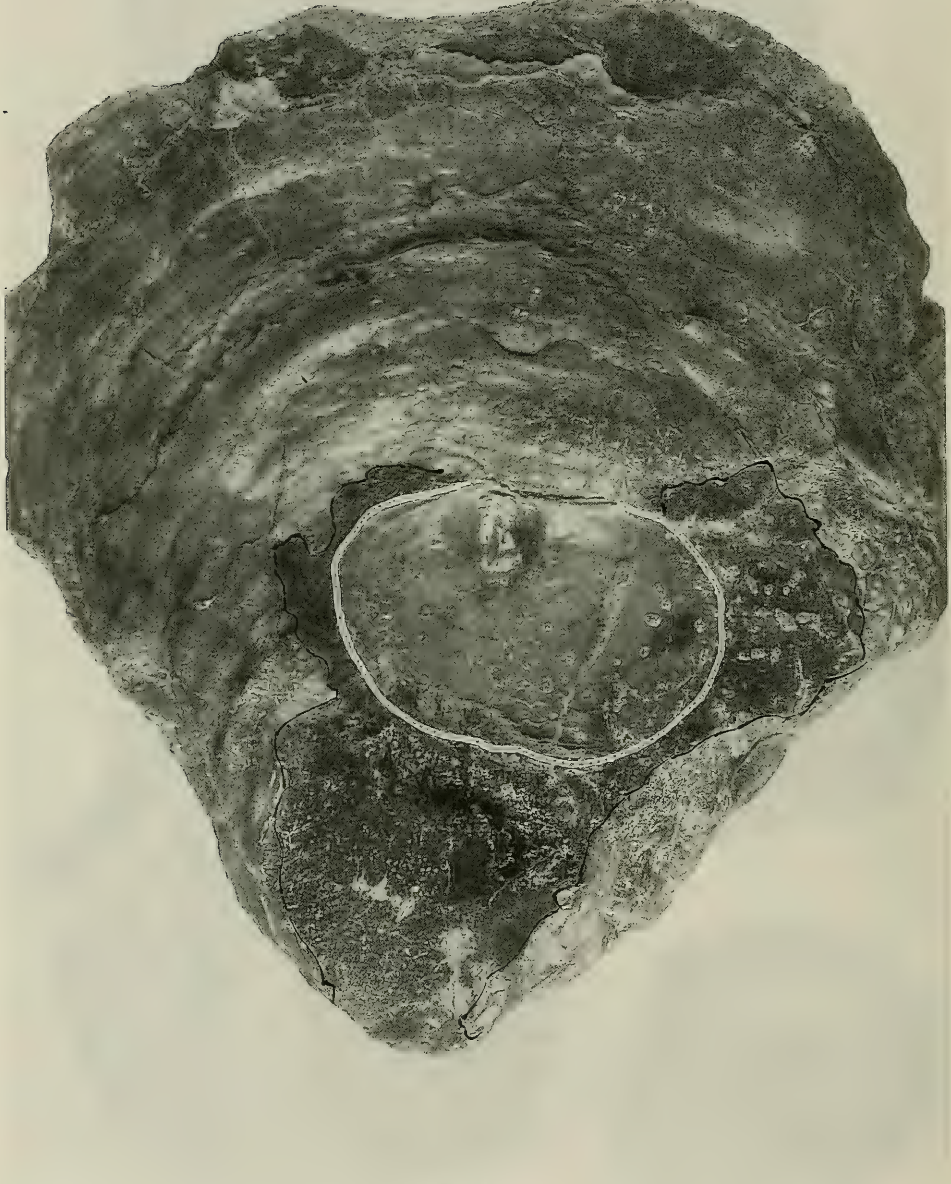
2



3

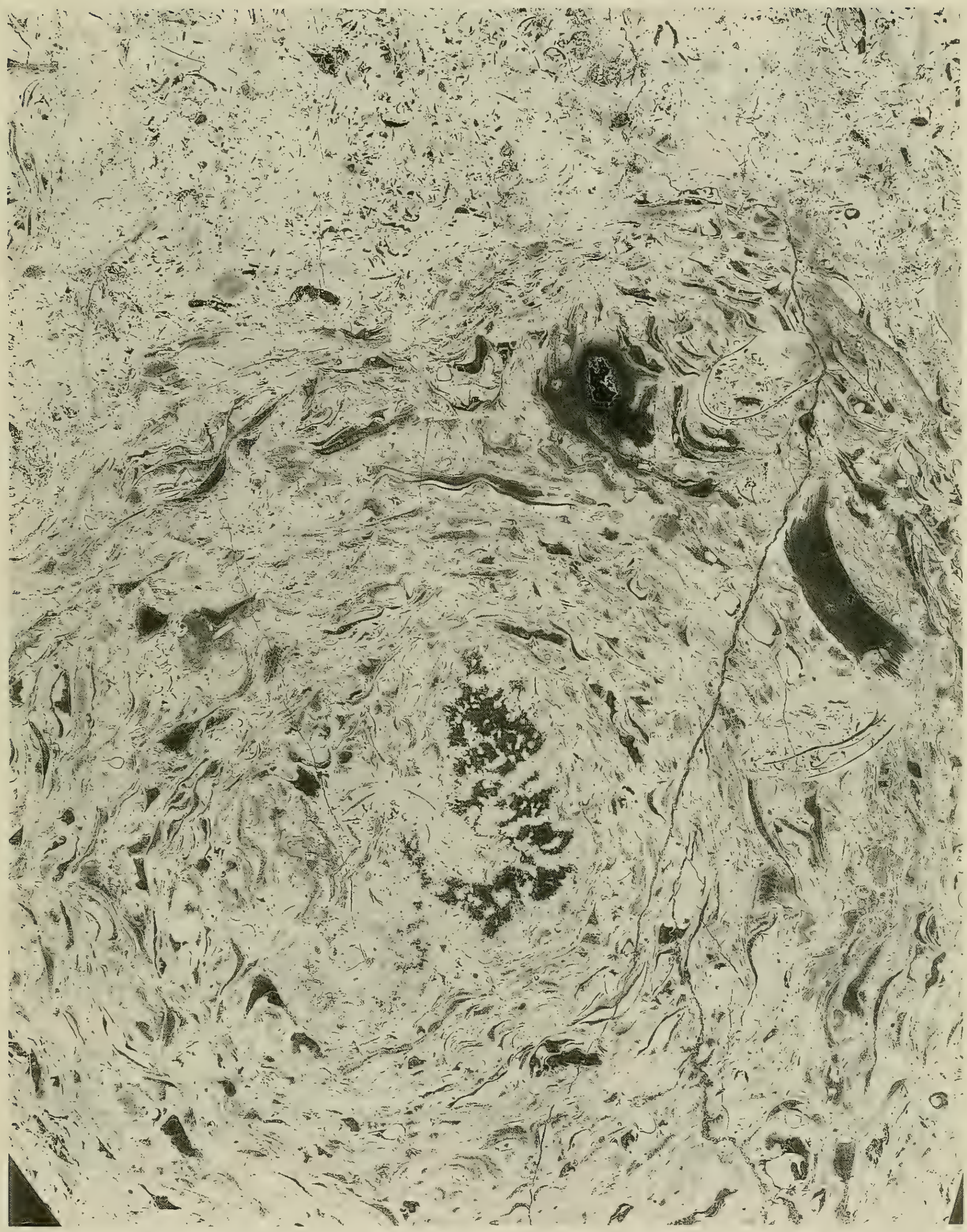


4



Tafel 5

Placunopsis-Oberklappe (weiß umrandet), wahrscheinlich der *fibrosa-gingensis*-Gruppe angehörend, von der glatten Innenseite sichtbar, konkav in die (schwarz umrandete, durch Eisenhydroxyd dunkelbraune) Anwachsfläche einer *Liostrea eduliformis* eingesenkt, auf deren nicht erhaltener Unterlage sich das *Placunopsis*-Tier mit seiner (ebenfalls nicht erhaltenen) Unterklappe schon vor der *Liostrea* angesiedelt hatte. Brauner Jura delta (Mittl. Bajocium), Aalen-Röthard. Slg. F. Sauter † – H. Hager (Aalen). – × 1. (Vgl. Abb. 7b).



Tafel 6

Placunopsis-Kleinriff (Horizontalschnitt) mit Einschluß einiger anderer umwachsener Muschelfragmente um einen koralligenen (?) Kern. Schnitt. Mittlerer Lias der Betischen Kordillere. Von Prof. H. Seyfried freundlich zur Verfügung gestellt. – × 1. (S. 19).

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-8530 Neustadt a. d. Aisch

937
H

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 166	23 S.	Stuttgart, 20. 11. 1990

Ergänzungen und Berichtigungen zu R. KEILBACHS Bibliographie und Liste der Bernsteinfossilien*) – „Apterygota“

Supplements and corrections to R. KEILBACH's bibliography and list of amber fossils*) – „Apterygota“

AUG 8 1991
LIBRARIES

Von Ute Spahr, Stuttgart

Summary

The present catalogue contains supplements and corrections to literature cited by KEILBACH (1982) as well as additional literature up to 1990. The „Apterygota“ inclusions in copal, not considered by KEILBACH (1982), are added. Moreover, it is given a synopsis of „Apterygota“ inclusions in ambers of various origin except Baltic amber.

Zusammenfassung

Vorliegender Katalog enthält Ergänzungen und Berichtigungen zu den von KEILBACH (1982) gemachten Literaturangaben sowie zusätzliche Literaturangaben, soweit zugänglich, bis 1990. Die Einschlüsse in Kopal, die bei KEILBACH (1982) unberücksichtigt blieben, wurden zusätzlich aufgeführt. Außerdem enthält der Katalog eine Zusammenstellung aller „Apterygota“-Einschlüsse in Bernsteinen verschiedener Herkunft, ausgenommen Baltischer Bernstein.

Inhalt

1. Einleitung 2
(Introduction . . . . 3)
2. Hinweise 2
(Instructions . . . . 4)

3. Katalog

3.1. Entognatha 5
3.1.1. Diplura 5
3.1.2. Collembola 6

---

*) KEILBACH, R. (1982): Bibliographie und Liste der Arten tierischer Einschlüsse in fossilen Harzen sowie ihrer Aufbewahrungsorte. – Deutsche entomologische Zeitschrift, N.F. **29**, Heft 1–3: 129–286 u. Heft 4–5: 301–391; Berlin.

3.2. „Thysanura“ 13
    3.2.1. Archaeognatha 14
    3.2.2. Zygentoma 16
4. Zusammenstellung der „Apterygota“-Einschlüsse in Bernsteinen verschiedener Herkunft – ausgenommen Baltischer Bernstein 18
5. Literatur-Nachtrag 20
6. Index 22

1. Einleitung

Zum Thema „Bibliographie und Liste der Bernsteinfossilien“ liegen bereits Publikationen über folgende Gruppen vor: Coleoptera (Spahr 1981a, 1981b), Diptera (Spahr 1985), Hymenoptera (Spahr 1987), Hemipteroidea (Spahr 1988) und Mecopteroidea (Spahr 1989). Diese Reihe wird nun mit den „Apterygota“ fortgesetzt.

Wie in den oben aufgeführten Publikationen wurden zusätzlich die Kopal-„Apterygota“ erfaßt, die von Keilbach (1982) unberücksichtigt blieben, sowie eine Liste erstellt, in der alle in nicht-baltischen Bernsteinen nachgewiesenen „Apterygota“ erfaßt sind, alphabetisch geordnet nach der jeweiligen Bernstein-Herkunft.

Nicht berücksichtigt bzw. überprüft wurden die bei Keilbach (1982) gemachten Angaben über den Aufbewahrungsort des Materials und die Sammlungsnummern der Stücke.

2. Hinweise

2.1. Anordnung des Kataloges

Im Gegensatz zu Keilbach (1982) wurde dieser Ergänzungskatalog in alphabetischer Reihenfolge zusammengestellt. Ausgangspunkt ist die Familie mit den ihr untergeordneten Taxa. Den Familien übergeordnete Taxa, soweit sie in der Bernstein-Literatur erwähnt werden, sowie Taxa, deren Familienzugehörigkeit unklar ist, sind am Anfang der jeweiligen Ordnung aufgeführt. Zu taxonomischen und nomenklatorischen Fragen wurde keine Stellung genommen.

Bei Keilbach (1982) fehlt ein Index; um die Verwendbarkeit beider Kataloge zu erleichtern, wurde deshalb bei jedem von mir aufgeführten Taxon auf die entsprechende Seitenzahl bei Keilbach (1982) hingewiesen.

2.2. Kennzeichnung der Bernstein-Gattungen

Gattungen, die aufgrund von Bernsteinfossilien aufgestellt wurden („Bernstein-Gattungen“), werden hier dadurch hervorgehoben, daß Autor und Jahreszahl angegeben sind. Gattungen, die anhand von rezentem Material aufgestellt worden sind, blieben ohne diese Angaben.

2.3. Ergänzungen bzw. Berichtigungen der bei Keilbach (1982) angeführten Literaturhinweise

2.3.1. Ergänzungen bzw. Berichtigungen der Seitenangaben

Erstrecken sich die zitierten Informationen über mehrere Seiten, so wird von mir nur jeweils die Seite des Beginns angegeben. Mehrere Seiten werden nur dann genannt, wenn Informationen über ein Taxon separat an verschiedenen Stellen einer Publikation erscheinen.

2.3.2. Ergänzungen bzw. Berichtigungen der Abbildungsangaben

Für den ursprünglich geplanten Katalog war die Angabe, was auf den Abbildungen dargestellt ist, vorgesehen und bei den Vorarbeiten berücksichtigt worden. Diese Angabe mußte nun für diejenigen Taxa entfallen, die bereits bei KEILBACH (1982) aufgeführt sind und zu denen von mir lediglich einzelne Abbildungsangaben ergänzt bzw. berichtigt wurden. Wenn jedoch alle Abbildungen einer Publikation von mir ergänzt bzw. angegeben wurden, so ist auch das Dargestellte angegeben.

2.3.3. Hinweise in eckiger Klammer

Im Katalog beziehen sich Hinweise in eckiger Klammer auf entsprechende Angaben bei KEILBACH (1982).

2.3.4. Mit Kreuz markierte Jahreszahlen

Durch ein hochgestelltes Kreuz vor der Jahreszahl gekennzeichnet und im Literatur-Nachtrag aufgeführt sind alle Literaturangaben, die in KEILBACHS Bibliographie fehlen, fehlerhaft sind oder zusätzliche Hinweise erfordern.

2.3.5. Angabe der Bernstein-Herkunft

Wie bei KEILBACH (1982) wurde auch in vorliegendem Ergänzungskatalog nur bei solchen Taxa die Bernsteinherkunft vermerkt, die nicht aus dem Baltischen Bernstein stammen. Die Herkunftsangabe „Balt.B.“ erfolgte nur dann, wenn in einer Publikation Bernstein verschiedener Herkunft, u. a. Baltischer Bernstein, abgehandelt wird.

Die Abkürzungen der Herkunftsorte wurde von KEILBACH (1982: 162) übernommen; zusätzliche Herkunftsorte sind folgendermaßen abgekürzt:

Ark.B. = Arkansas-Bernstein
Bitt.B. = Bitterfeld-Bernstein (Sächsischer Bernstein)
Miz.A. = Mizunami amber (Kopal)

Dank

Herrn Dr. Schlee möchte ich für seine Unterstützung herzlich danken, sowie Herrn Dr. Bloos für die Durchsicht des Manuskriptes.

1. Introduction

In the series „Bibliography and List of Amber Fossils“ the following taxa were treated thus far: Coleoptera (SPAHR 1981a, 1981b), Diptera (SPAHR 1985), Hymenoptera (SPAHR 1987), Hemipteroidea (SPAHR 1988) and Mecopteroidea (SPAHR 1989). The present „Apterygota“ continues this series.

Corresponding to the above mentioned groups the following items were added: The „Apterygota“ inclusions in copal which are not considered in KEILBACH (1982), and a list of „Apterygota“ found in ambers of different origin except Baltic amber.

The whereabouts of the material and its collection numbers listed in KEILBACH (1982) were not reexamined.

2. Instructions

2.1. Arrangement of this supplementary catalogue

Contrary to Keilbach (1982) this supplementary catalogue is arranged in alphabetic order according to the family and its subordinate taxa. No position is taken towards taxonomical and nomenclatoral problems.

In Keilbach (1982) a taxonomical index is not given. To facilitate the use of both catalogues, to each taxon I have added the page number where the respective taxon is treated in Keilbach (1982).

2.2. Genera introduced on base of amber fossils

Keilbach (1982) did not characterize genera introduced on base of amber fossils. In this supplementary catalogue each amber genus is especially characterized by the additional reference of author's name and the year of publication.

2.3. Supplements and corrections of the literature referred to by Keilbach (1982)

2.3.1. Supplements and corrections of page numbers

The cited page number indicates the beginning of the treatment of a taxon. Several pages are only cited if informations about a taxon are dispersed in a publication.

2.3.2. Supplements and corrections of figures

In this supplementary catalogue the figures of a publication are indicated and specified if all figures of the respective publication are cited. If merely a single figure of a publication is added or corrected, only the figure number is cited.

2.3.3. Comments in square brackets

Comments in square brackets refer to corresponding data in Keilbach (1982).

2.3.4. Citations marked by crosses

Additional bibliographical data not included in Keilbach's bibliography, as well as data which are incorrect or require additional comments, are marked by a cross and are specified in the bibliographical addenda.

2.3.5. Statement of origin of amber

As in the publication of Keilbach (1982), the origin of amber is marked apart from such literature which deals with fossils from Baltic amber. The reference „Balt. B.“ (for Baltic amber) is only given if the cited publication additionally contains informations also on fossils from ambers of other origin.

Concerning the abbreviations of the regions of origin, I follow Keilbach (1982: 162); additional regions of origin see page 3.

3. Katalog

„APTERYGOTA“

(Entognatha + „Thysanura“)

Bachofen-Echt 1949: 69; Olfers +1905: 101; Stach +1972: 416; Weitschat et al. +1978: 21; Žerichin & Sukačeva +1973: Abb. 7 (S. 16) (Diagramm: Mengenverhältnis der verschiedenen Insektengruppen in Balt.B., Can.B., Sib.B.).

3.1. ENTOGNATHA

3.1.1. Diplura

A. Bernstein-Diplura

Ordnung Diplura

Martynova +1962: 47; Schlee & Glöckner +1978: 21.

Familien

Fam. Campodeidae

Campodea

C. darwinii Silvestri 1912 [In Keilbach 1982: 201]

Syn.: *C. staphylinus* Olfers 1907 – nec Westwood.
Olfers +1907 (fehlende Abb.-angabe): Abb. 1; Silvestri 1912 (zusätzliche S.-angabe): 64; Stach +1972: 416.

Fam. Ocelliidae n. fam.*)

Ewing +1942: 95 (Best.-schl.).

*Ocellia**) Olfers 1907

Olfers +1907: 7.

O. articulicornis *) Olfers 1907 [Fehlt in Keilbach 1982]

Ewing +1942: 86, Abb. 3 (Habitus – nach Olfers 1907); Olfers +1907: 8, Abb. 2 (Habitus, Abdomen); Silvestri 1912: 43, 65 (sub: Dermaptera – Larve).

*) Ewing (1942) sah weder das von Olfers (1907) unter *Ocellia articulicornis* beschriebene Fossil, noch kannte er wohl die Publikation von Silvestri (1912). So war ihm vermutlich auch nicht bekannt, daß inzwischen Autoren wie Silvestri (1912) und Handschin (1926a–c) die wissenschaftliche Kompetenz Olfers' anzweifelten. Er verließ sich auf die Beschreibung und Abbildung von Olfers (1907), knüpfte daran phylogenetische Betrachtungen über dieses Bernsteinfossil und stellte dieses Taxon in eine neue Familie.

B. Kopal-Diplura

Diplura-Einschlüsse in Kopal sind aus der Literatur nicht bekannt.

3.1.2. Collembola

A. Bernstein-Collembola

Die von Olfers (1907) bearbeiteten Bernstein-Collembolen der Klebs'schen Sammlung wurden teilweise von Handschin (1926b) revidiert. Nach dessen gutbegründeter Aussage sind alle von Olfers (1907) aufgestellten neuen Familien und Gattungen zu streichen, ebenso wie die 35 teils neuen, teils rezenten Arten, die von Olfers (1907) aus dem Bernstein bestimmt und von Handschin (1926b) revidiert wurden. Sie werden in der Artenliste von Keilbach (1982) unter den Synonymen genannt, häufig als Synonyme mehrerer Arten, und außerdem auf S. 204 als nomina nuda zusammengefaßt aufgeführt.

Nach den von Handschin (1926a u. 1926b) gemachten Angaben über die Untersuchungsmethoden von Olfers (1907) läßt sich vermuten, daß es sich bei den von Handschin (1926b) nicht kontrollierten Sammlungsstücken ebenfalls um Fehlbestimmungen handelt.

Diese von Olfers (1907) angegebenen Taxa, die von Handschin (1926b) nicht revidiert wurden, werden bei Keilbach (1982) nicht genannt. Offenbar werden sie aber mitgezählt, wenn Angaben über Arten-Anzahl im baltischen Bernstein gemacht werden, selbst in neuerer Literatur wie z. B. bei Bachofen-Echt (1949), Schubert (1961) oder Schlüter (1978)*). Sie sind nachfolgend in alphabetischer Reihenfolge aufgeführt, auf Seiten- und Abbildungsangaben wurde jedoch verzichtet:

Achorutes armatus Nic.; *A. inermis* Tullbg.; *A. latidens* Olfers 1907; *A. manubrialis* Tullbg.; *A. rufescens* Nic.; *A. viaticus* Tullbg.; *Anoura muscorum* Templet.; *A. stricta* Olfers 1907; *Anurida granaria* Nic.; *Isotoma acuticauda* Olfers 1907; *I. falcicaudata* Olfers 1907; *I. hirta* Olfers 1907; *I. minuta* Tullbg.; *I. palustris* Bourl.; *Lipura ambulans* Linn.; *L. longipes* Olfers 1907; *Omophora tricuspidata* Olfers 1907 (= Syn. von *Entomobrya pilosa); Podura aquatica* Linn.; *Polystylus quinquecaudatus* Olfers 1907; *Triaenura cornuta* Olfers 1907; *Tritomurus scutellatus* Frauenf.; *Xenylla constricta* Olfers 1907; *X. inermis* Olfers 1907.

*) Alle 3 Autoren geben an: ca. 50 Collembolen-Arten im baltischen Bernstein.

Ordnung Collembola

Ander 1942: 7, 35; Bachofen-Echt 1949: 71, Abb. 62 (Habitus); Baroni Urbani & Saunders +1983: 216 (Dom.B.); Barthel & Hetzer +1982: 324, Taf. 1 Fig. 4 (Habitus) (Bitt.B.); Brues 1933a: 401; Handschin 1926a: 179 ff; – 1926b: 161 ff; – 1926c: 375 ff; Kulicka +1984: 388 (98)*); – +1985: 180; Larsson 1962: 326; – 1965: 140; – 1978: 104, 187; Martynova +1962: 45; McAlpine & Martin +1969: 836 (Can.B.); Menge 1856: 11; Saunders et al. 1974: 983 (Ark.B.); Schlee +1972: 463 (Lib.B.); – +1990: 62 (Dom.B.); Schlee & Glöckner +1978: 21, 26, 33, 35 (Balt.B., Can.B., Dom.B., Mex.B.); Schlüter 1975: 159 (Can.B., Lib.B., Sib.B.); – +1978: 114 (Balt.B.), 124 (Can.B., Lib.B., Sib.B.); Schubert +1961: 129; Schumann & Wendt +1989: 38 (Bitt.B.); Skalski & Veggiani +1988: 29b (Siz.B.); Stach +1972: 418 ff; Whalley +1980: 158 (Lib.B.); Žerichin +1978: 13 (Lib.B.), 82, 84 (Sib.B.), 97 (Can.B.); Žerichin & Sukačeva +1973: Tab. 2 (S. 15) (Balt.B., Can.B.), Tab. 9 (S. 37) (Sib.B.), Tab. 11 (S. 39) (Sib.B.).

*) Doppelte Seitennumerierung.

Unterordnungen

Arthropleona

Kohring & Schlüter +1989: 44, Taf. 2 Fig. 10–11 (Habitus 2 versch. Einschlüsse) (Siz.B.); Schlüter +1978: 124 (Sib.B.); Žerichin +1978: 82, 84 (Sib.B.); Zěrichin & Sukačeva +1973: Tab. 9 (S. 37) (Sib.B.).

Symphypleona

SCHLÜTER +1978: 124 (Sib.B.); ŽERICHIN +1978: 84 (Sib.B.); ŽERICHIN & SUKAČEVA +1973: Tab. 9 (S. 37) (Sib.B.).

Familien

Fam. Entomobryidae

HURD, SMITH & DURHAM 1962: 110 (Mex.B.).

Cyphoderus

Cyphoderus sp. 1 MARI MUTT 1983
MARI MUTT +1983: 581, Abb. 1, 33–36 (Habitus, Mucro). – (Dom.B.).

Cyphoderus sp. 2 MARI MUTT 1983
MARI MUTT +1983: 581, Abb. 37–40 (Mucro, Kopf mit Fühler, Klauen). – (Dom.B.).

Drepanura

Drepanura sp. CHRISTIANSEN 1971 (Mex.B.)
Siehe in KEILBACH 1982: 203.

Entomobrya

HANDSCHIN 1926c: 376, 377.

E. decora NICOLET ? (Mex.B.)
Siehe in KEILBACH 1982: 202.

E. litigiosa [nicht: *ligitiosa*] DENIS ? (Mex.B.)
Siehe in KEILBACH 1982: 202.

E. pilosa (KOCH & BERENDT 1854) [In KEILBACH 1982: 202]
HANDSCHIN 1926b [statt: 1926] (zusätzl. S.-angabe): 163, 335; KOCH & BERENDT +1854 (Berichtigung d. S.-angabe): 120 [nicht: S. 119]; STACH +1972: 418.

E. trifasciata HANDSCHIN? [In KEILBACH 1982: 202]
CHRISTIANSEN +1971 (fehlende S.-angabe): 46 (Mex.B.).

Entomobrya sp. CHRISTIANSEN 1971 [Fehlt in KEILBACH 1982]
CHRISTIANSEN +1971: 46 (Mex.B.).

Entomobrya sp. LAWRENCE 1985
LAWRENCE +1985: 103, Taf. I Fig. 3–4 (Habitus).

Lepidocyrtinus

CHRISTIANSEN +1971: 47 (Mex.B.).

L. frater BONET ? (Mex.B.)
Siehe in KEILBACH 1982: 203.

Lepidocyrtus *(Paidium)*

HANDSCHIN 1926c: 376, 377.

L. ambricus HANDSCHIN 1926 [In KEILBACH 1982: 203]
HANDSCHIN 1926b [statt: 1926] (zusätzl. S.-angabe): 335; MARTYNOVA +1962: Abb. 31 (S. 46) (Habitus – nach HANDSCHIN 1926); STACH +1972: 418.

Lepidocyrtus cf. *L. geayi* DENIS (Mex.B.)
Siehe in KEILBACH 1982: 203.

Lepidocyrtus sp. CHRISTIANSEN 1971 (Mex.B.)
Siehe in KEILBACH 1982: 203.

Lepidocyrtus sp. LAWRENCE 1985
LAWRENCE +1985: 103.

Lepidocyrtus sp. MARI MUTT 1983
MARI MUTT +1983: 579, Abb. 6, 19–21 (Habitus, Mucro). – (Dom.B.).

(*Paidium*) *crassicorne* KOCH & BERENDT 1854 [In KEILBACH 1982: 204]
GIEBEL 1856: 331; HANDLIRSCH 1906–08: 679; HANDSCHIN 1926b: 163, 220; MEUNIER +1899e: 261.

(*Paidium*) *pyriforme* KOCH & BERENDT 1854 [In KEILBACH 1982: 204]
GIEBEL 1856: 331; HANDLIRSCH 1906–08: 679; HANDSCHIN 1926b: 163, 220; MEUNIER +1899e: 261.

Orchesella

HANDSCHIN 1926c: 376, 377.

O. eocaena [nicht: *eocaenia* oder *eocaenica*] HANDSCHIN 1926 [In KEILBACH 1982: 203]
HANDSCHIN 1926b [statt: 1926] (zusätzl. S.-angabe): 336; LARSSON 1978: 104; STACH +1972: 418.

Orchesella sp. LAWRENCE 1985
LAWRENCE +1985: 102, Taf. II Fig. 7 (Habitus).

Paidium

Siehe unter: *Lepidocyrtus.*

Paronella

Paronella sp. MARI MUTT 1983
MARI MUTT +1983: 581, Abb. 29–32 (Habitus, Mucro). – (Dom.B.).

Paronella ? sp. CHRISTIANSEN 1971 (Mex.B.)
Siehe bei KEILBACH 1982: 203.

Pseudosinella

Pseudosinella sp. MARI MUTT 1983
MARI MUTT +1983: 581, Abb. 3 u. 18 (Habitus, Mucro). – (Dom.B.).

Salina

S. tristani DENIS ? (Mex.B.) [In KEILBACH 1982: 203]
MARI MUTT +1983: 581.

Salina sp. MARI MUTT 1983
MARI MUTT +1983: 581, Abb. 2, 26–28 (Habitus, Mucro, Klauen). – (Dom.B.).

Seira

Seira sp. MARI MUTT 1983
MARI MUTT +1983: 581, Abb. 4, 22–25 (Habitus, Klauen, Augen, Mucro). – (Dom.B.).

Fam. Hypogastruridae

Hypogastrura

HANDSCHIN 1926c: 376, 377.

H. intermedia HANDSCHIN 1926 [In KEILBACH 1982: 202]
HANDSCHIN 1926b [statt: 1926] (zusätzl. S.-angabe): 335; LARSSON 1978 (Berichtigung d. S.-angabe): 104 [nicht: 1,04]; STACH +1972: 418.

H. protoviatica HANDSCHIN 1926 [In KEILBACH 1982: 202]
HANDSCHIN 1926b [statt: 1926] (zusätzl. S.-angabe): 335; MARTYNOVA +1962: Abb. 28 (S. 46) (Habitus – nach HANDSCHIN); Stach +1972: 418 (irrtüml. sub: *H. protovianica*).

H. (Schoettella) cf. *ununguiculata* TULLBERG
LAWRENCE +1985: 101, Taf. II Fig. 8 (Habitus).

H. (Ceratophysella) sp. LAWRENCE 1985
LAWRENCE +1985: 101.

Fam. Isotomidae

Cryptopygus

Cryptopygus sp. MARI MUTT 1983
MARI MUTT +1983: 578, Abb. 7–10 (Habitus, Mucro, Postantennalorgan, Klauen). – (Dom.B.).

Isotoma

HANDSCHIN 1926c: 376, 377.

I. crassicornis HANDSCHIN 1926 [In KEILBACH 1982: 202]
HANDSCHIN 1926b [statt: 1926] (zusätzl. S.-angabe): 335; STACH +1972: 418.

I. (Vertagopus) protocinerea HANDSCHIN 1926 [In KEILBACH 1982: 202]
HANDSCHIN 1926b [statt: 1926] (zusätzl. S.-angabe): 335; STACH +1972: 418.

I. (Desoria) sp. 1 MARI MUTT 1983
MARI MUTT +1983: 578, Abb. 5 u. 11 (Habitus, Klauen). – (Dom.B.).

I. (Desoria) sp. 2 Mari Mutt 1983
Mari Mutt +1983: 578, Abb. 12–17 (Postantennalorgan, Mucro, Habitus, Tenaculum, Klauen). – (Dom.B.).

Isotoma sp. Lawrence 1985
Lawrence +1985: 102, Taf. I Fig. 1–2 (Habitus).

Isotomina

Isotomina sp. Christiansen [nicht: Folsom !] 1971 [In Keilbach 1982: 202]
Christiansen [nicht: Folsom] +1971: 48. – (Mex.B.).

Isotomurus

I. retardatus [nicht: *ratardatus*] Folsom [nicht: 1971] (rez. Art)
[In Keilbach 1982: 202]
Christiansen [nicht: Folsom] +1971: 48, Taf. 2 Fig. A (Habitus). – (Mex.B.).

Tetracanthella

Tetracanthella sp. Lawrence 1985
Lawrence +1985: 102.

Fam. Neanuridae

Pseudachorutes

Pseudachorutes sp. Lawrence 1985
Lawrence +1985: 102.

Fam. Poduridae

Podura

P. fuscata Koch & Berendt 1854
[In Keilbach 1982: 202 (sub: (*Podura*) *fuscata*)]
Giebel 1856: 330; Handlirsch 1906–08: 678 (sub: (*Podura*) *fuscata*); Handschin 1926b: 163, 221 (sub: ? Syn. von *Orchesella eocaena*); Koch & Berendt +1854 (sub: *Podura fuscata* [nicht: (*Podura*) *fuscata*]); Menge +1854: 120.

P. pilosa Koch & Berendt 1854
Siehe: *Entomobrya pilosa* (Koch & Berendt 1854).

P. pulchra Koch & Berendt 1854
[In Keilbach 1982: 202 (sub: (*Podura*) *pulchra*)]
Giebel 1856: 330; Handlirsch 1906–08: 678 (sub: (*Podura*) *pulchra*); Handschin 1926b: 163 (sub: „*Entomobrya* oder *Lepidocyrtus*“); Koch & Berendt +1854 (sub: *Podura pulchra* [nicht: (*Podura*) *pulchra*]).

P. taeniata Koch & Berendt 1854
Siehe: *Tomocerus taeniatus* (Koch & Berendt 1854).

Fam. Protentomobryidae

Brues et al. +1954: 801 (Can.B.); Ewing +1942: 96 (Best.-schl.) (Can.B.); Folsom +1937: 15 (Can.B.).

Protentomobrya FOLSOM 1937

BRUES et al. +1954: Abb. 1157 (S. 801) (Habitus – nach FOLSOM); FOLSOM +1937: 15.

P. walkeri FOLSOM 1937 [In KEILBACH 1982: 202]
DELAMARE DEBOUTTEVILLE & MASSOUD +1968: 619, Abb. 1 (Habitus – nach FOLSOM), Abb. 2A–E (Klaue, Chaetotaxie d. Abdominalsegmente, Furca, Fühler); FOLSOM +1937 (zusätzl. S.-angabe): 15–17; PACLT +1956: 2, Abb. 3 (Habitus – nach FOLSOM); SCOURFIELD +1940: 128; ŽERICHIN +1978: 97. – (Can.B.).

Fam. Sminthuridae

WEITSCHAT +1987: 117; ŽERICHIN +1978: 84 (sub: ? Sminthuridae) (Sib.B.).

Allacma

HANDSCHIN 1926b: 331; – 1926c: 376.

A. plumosa HANDSCHIN 1926 [In KEILBACH 1982: 204]
HANDSCHIN 1926b [statt: 1926] (zusätzl. S.-angabe): 336; STACH +1972: 418.

A. plumosetosa [nicht: *plumetosa*] HANDSCHIN 1926 [In KEILBACH 1982: 204]
HANDSCHIN 1926b [statt: 1926] (zusätzl. S.-angabe): 336; LARSSON 1978: 104; STACH +1972: 418.

A. setosa HANDSCHIN 1926 [In KEILBACH 1982: 204]
HANDSCHIN 1926b [statt: 1926] (zusätzl. Seiten- u. Berichtigung der Abb.-angaben): 336, Abb. 9a+e [nicht: 9a–e]; STACH +1972: 418.

Bourletiella

BACHOFEN-ECHT 1949: 72.

Sminthurinus

Sminthurinus sp. LAWRENCE 1985
LAWRENCE +1985: 103.

Sminthurus

HANDSCHIN 1926c: 376.

S. brevicornis KOCH & BERENDT 1854 [In KEILBACH 1982: 203]
GIEBEL 1856: 329; HANDSCHIN 1926b: 163; STACH +1972: 418.

S. longicornis KOCH & BERENDT 1854 [In KEILBACH 1982: 203]
GIEBEL 1856: 329; HANDSCHIN 1926b: 163; STACH +1972: 418.

S. ovatulus KOCH & BERENDT 1854 [In KEILBACH 1982: 203]
GIEBEL 1856: 329; HANDSCHIN 1926b: 163; STACH +1972: 418.

S. succineus STACH 1922 [In KEILBACH 1982: 203]
HANDSCHIN 1926b [statt: 1926] (zusätzl. S.-angabe): 164, 336; STACH +1972: 419.

Sphyrotheca

Sphyrotheca sp. MARI MUTT 1983
MARI MUTT +1983: 585, Abb. 41–43 (Trochanter-Stachel, Analanhang, Mucro). – (Dom.B.).

Fam. Tomoceridae

Tomocerus

HANDSCHIN 1926c: 376, 377.

T. taeniatus (KOCH & BERENDT 1854) [Fehlt in KEILBACH 1982]
HANDSCHIN 1926b: 163, 215, 335, Abb. 5a–g (Schuppen, Klauen, Dentaldornen, Mucro); KOCH & BERENDT +1854: 119, Taf. 15 Fig. 126 (Habitus) (sub: *Podura taeniata*); OLFERS +1907: 19, 21–24 (sub: *Palpiger cucullatus* (part.), *Lepidocyrtus gibbulus* (part.), *L. curvicollis* (part.), *Tomocerus plumbeus* (part.), *Catastylus calcaratus* (part.), *C. nasicornis* (part.), *Orchesella concolor* (part.)); LARSSON 1978: 104; STACH +1972: 418.

Tomocerus cf. *minor* LUBBOCK
LAWRENCE +1985: 102, Taf. II Fig. 5–6 (Habitus).

B. Kopal-Collembola

Fam. Entomobryidae

HANDLIRSCH +1925: 216.

Entomobrya

Entomobrya sp.
HIURA & MIYATAKE +1974: 389; YOSHII +1974: 410. – (Miz.A.).

Homidia

Homidia sp.
HIURA & MIYATAKE +1974: 389; YOSHII +1974: 410. – (Miz.A.).

Lepidocyrtus

Lepidocyrtus sp.
HIURA & MIYATAKE +1974: 389; YOSHII +1974: 410. – (Miz.A.).

Fam. Isotomidae

Isotoma

I. (Desoria) sp.
HIURA & MIYATAKE +1974: 388; YOSHII +1974: 409. – (Miz.A.).

Isotoma sp.
HIURA & MIYATAKE +1974: 388; YOSHII +1974: 410. – (Miz.A.).

Fam. Neanuridae

Lobella

Lobella sp.
HIURA & MIYATAKE +1974: 388; YOSHII +1974: 409. – (Miz.A.).

Pseudachorutes

Pseudachorutes sp.
HIURA & MIYATAKE +1974: 388; YOSHII +1974: 409. – (Miz.A.).

Fam. Onychiuridae

Lophognathella

L. choreutes BOERNER
HIURA & MIYATAKE +1974: 388; YOSHII +1974: 409. – (Miz.A.).

Fam. Sminthuridae

Sminthurus

Sminthurus sp.
HIURA & MIYATAKE +1974: 389; YOSHII +1974: 410. – (Miz.A.).

Fam. Tomoceridae

Tomocerus

Tomocerus sp.
HIURA & MIYATAKE +1974: 389; YOSHII +1974: 410. – (Miz.A.).

3.2. „THYSANURA“

(Archaeognatha + Zygentoma)

ANDER 1942: 7, 8, 35; BARONI URBANI & SAUNDERS +1983: 216 (Dom.B.); BOMBICCI +1890: 481 (Siz.B.); BRUES 1933a: 401; CASE +1982: Abb. 16/16 (S. 156) (Habitus) (Dom.B.); KULICKA +1984: 388 (98)*); – +1985: 180; LARSSON 1962: 326; – 1965: 140; – 1978: 115; SCHLEE & GLÖCKNER +1978: 21, 35 (Balt.B., Mex.B.); SCHLÜTER +1978: 124 (Sib.B.); SKALSKI & VEGGIANI +1988: 29b (Siz.B.); WHALLEY +1980: 158 (Lib.B.); WILLIAMSON +1932: Abb. zu S. 146 (Insektenschwarm in einem Bernsteinstück, u. a. Thysanura); ŽERICHIN & SUKAČEVA +1973: Tab. 2 (S. 15) (Balt.B., Sib.B.), Tab. 4 (S. 19) (Sib.B.), Tab. 9 (S. 37) (Sib.B.).

*) Doppelte Seitennumerierung.

Glessaria [nicht: *Glesseria*] *rostrata* KOCH & BERENDT 1854
[In KEILBACH 1982: 204]
MENGE +1854: 8, 118 (sub: wahrscheinlich Dytiscidae-Larve).

Pachystylus moebii OLFERS 1912 [nicht: 1911] [In KEILBACH 1982: 205]
SILVESTRI 1912: 65 (sub: gen.? sp.?).

Die von OLFERS (1907) bearbeiteten Bernstein-Thysanura wurden von SILVESTRI 1912) revidiert. Entsprechend den von OLFERS (1907) bearbeiteten Bernstein-Collembola sind auch die von OLFERS (1907) bearbeiteten und beschriebenen Bernstein-Thysanura zweifelhaft –siehe hierzu SILVESTRI 1912: 43.

Die von OLFERS genannten Taxa sind in der Artenliste von KEILBACH (1982) aufgeführt, soweit es sich aufgrund der Revision von SILVESTRI (1912) um Synonyme einer oder mehrerer von SILVESTRI (1912) bestimmten Arten handelt.

Eine Zusammenstellung aller von OLFERS (1907) genannten Thysanura-Gattungen und -Arten aus dem Bernstein fehlt bei KEILBACH (1982). Sie sind deshalb nachfolgend in alphabetischer Reihenfolge aufgeführt, auf Seiten- und Abbildungsangaben wurde verzichtet:

Klebsia horrens Olfers 1907; *Lepisma jubatum* Olfers 1907; *L. lepidothrix* Olfers 1907; *L. piliferum* Lucas; *L. saccharinum* Linn.; *Lepismina stricta* Olfers 1907; *Lepismodion machilops* Olfers 1907; *Machilis acuminata* (Koch & Berendt 1854); *M. anableps* 1907; *M. anguea* (Koch & Berendt 1854); *M. boops* Olfers 1907; *M. capito* Olfers 1907; *M. chlamydophora* Olfers 1907; *M. cincta* Olfers 1907; *M. cineracea* Olfers 1907; *M. electa* (Koch & Berendt 1854); *M. exilis* Olfers 1907; *M. exophthalmos* Olfers 1907; *M. fasciola* Nic.; *M. longipalpis* (Koch & Berendt 1854); *M. microphthalmos* Olfers 1907; *M. palaemon* Olfers 1907; *M. polypoda* Linn.; *M. signata* Olfers 1907; *M. zebrina* Olfers 1907; *Machilodes diastatica* Olfers 1907; *Machilopsis affinis* Olfers 1907; *Micropa stylifera* Olfers 1907.

3.2.1. Archaeognatha

A. Bernstein-Archaeognatha

Ordnung Archaeognatha

Davis +1989: Abb. 7 (S. 548) (Habitus) (Dom.B.); Rasnicyn +1980: 24; Schlee +1972: 463 (sub: Felsenspringer) (Lib.B.); – +1990: 21 (sub: Felsenspringer) (Dom.B.); Schlee & Glöckner +1978: 26 (Dom.B.); Schlüter 1975: 159 (Balt.B., Lib.B., Sib.B.).

Familien

Fam. Machilidae

Bachofen-Echt 1949: 71, Abb. 60 (Habitus); Baroni Urbani & Saunders +1983: 216 (Dom.B.).; Larsson 1978: 115, Taf. 7 Fig. B (Habitus); Rasnicyn +1980: 24 (Balt.B., Mex.B.); Schlüter +1978: 124 (Lib.B.)*); Schumann & Wendt +1989: 38 (Bitt.B.); Silvestri 1912: 52; Stach +1972: 416; Žerichin +1978: 84 (sub: ? Machilidae) (Sib.B.); Žerichin & Sukačeva +1973: Tab. 4 (S. 19) (sub: ? Machilidae), Tab. 5 (S. 23) (Sib.B.).

*) Schlüter (1978) zitiert Schlee (1972); dieser nennt jedoch keine Familie, sondern gibt an: Felsenspringer.

Forbicina

F. acuminata Koch & Berendt 1854
Siehe: *Machilis acuminata* (Koch & Berendt 1854).

Machilis

Kosmowska-Ceranowicz & Mierzejewski +1978: 42, Abb. 475 (Habitus); Larsson 1978: 115; Mierzejewski +1978: 81, Taf. II Fig. 2 (Bein).

M. acuminata (Koch & Berendt 1854) – nec Olfers 1907
[In Keilbach 1982: 206]
Menge +1854: 116 (sub: *Forbicina acuminata*); Silvestri 1912: 64 (sub: *Forbicina acuminata* Koch & Berendt = *Machilis* sp.).

M. albomaculata (Menge 1854) [In Keilbach 1982: 206]
Menge +1854: 115 (sub: *Petrobius albo-maculatus* [nicht: *Petrobius albumaculatus*]); Giebel 1856: 326 (sub: *Machilis (Petrobius) albomaculatus* [nicht: *M. (Petrobius) albumaculatus*]); Silvestri 1912: 65 (sub: *Petrobius albo-maculatus* Menge = *Machilis* sp.).

M. anguea (Koch & Berendt 1854) – nec Olfers 1907
[In Keilbach 1982: 206 (sub: ? *Machilis anguea)*]

Menge +1854: 115 (sub: *Petrobius angueus*); Silvestri 1912: 65 (sub: *Petrobius angueus* Koch & Berendt = *Machilis* sp.?).

M. boops Olfers 1907 (part.), Silvestri 1912 [Fehlt in Keilbach 1982]

Olfers +1907: 14, Abb. 22 (part.); Silvestri 1912: 53, 65, Abb. VII (Fühler, Fuß, Ovipositor, Sternum, Subcoxa, Styli, Vesicula).

M. (?) *caestifera* Silvestri 1912 [In Keilbach 1982: 205]

Silvestri 1912 (zusätzl. S.-angabe): 44, 52 (Best.-schl.).

M. capito Olfers 1907 (part.), Silvestri 1912 [Fehlt in Keilbach 1982]

Olfers 1907: 13, Abb. 19 (part.); Silvestri 1912: 44, 53 (Best.-schl.), 60, 65, Abb. XII (Fühler, Taster, Fuß).

M. confinis (Koch & Berendt 1854) [In Keilbach 1982: 206]

Giebel 1856: 325 (sub: Syn. von *M. electus*); Handlirsch 1906—08: 680; Koch & Berendt +1854 (sub: *Petrobius* [nicht: *Machilis*] *confinis*); Menge +1854: 115 (sub: Syn. von *Petrobius electus*); Silvestri 1912: 65 (sub: *Petrobius confinis* Koch & Berendt = *Machilis* sp.).

M. corusca (Koch & Berendt 1854) [In Keilbach 1982: 205]

Giebel 1856: 324 (sub. *M. (Petrobius) coruscus*), 326 (sub: *M. (Petrobius) saliens*); Silvestri 1912 (zusätzl. S.-angabe): 53 (Best.-schl.), 65, 66.

M. diastatica (Olfers 1907) [In Keilbach 1982: 205]

Larsson 1978 (Berichtigung d. S.-angabe): 115 [nicht: S. 145]; Olfers +1907: 11, Abb. 11 (sub: *Machilodes* [nicht: *Machilis*] *diastatica*); Silvestri 1912 (zusätzl. S.-angabe): 44, 53 (Best.-schl.), 65; Weitschat et al. +1978: Abb. 13 (S. 21) (Habitus).

M. electa (Koch & Berendt 1854) — nec Olfers 1907 [In Keilbach 1982: 205]

Handlirsch 1906—08: 680; Koch & Berendt +1854 (sub: *Petrobius electus* [nicht: *Machilis electa*]); Menge +1854: 113 (sub: *Petrobius electus*); Silvestri 1912: 66 (sub: *Petrobius electus* Koch & Berendt = *Machilis ? diastatica, M. ? corusca* et *M. capito).*

M. imbricata (Koch & Berendt 1854) [In Keilbach 1982: 205]

Giebel 1856: 325 (sub: *Machilis (Petrobius) imbricatus*); Handlirsch 1906-08: 680; Koch & Berendt +1854 (sub: *Petrobius imbricatus* [nicht: *Machilis imbricata*]); Menge +1854: 112 (sub: Syn. v. *Petrobius coruscus*); Silvestri 1912: 66 (sub: *Petrobius imbricatus* Koch & Berendt = *Machilis ? diastatica* et *M.? capito).*

M. longipalpa (Koch & Berendt 1854) — nec Olfers 1907 [In Keilbach 1982: 206]

Giebel 1856: 325 (sub: Syn. von *M. imbricatus*); Handlirsch 1906—08: 680; Koch & Berendt +1854 (sub: *Petrobius longipalpus* [nicht: *Machilis longipalpa*]); Menge +1854: 113 (sub: ? Syn. von *Petrobius coruscus*); Silvestri 1912: 66 (sub: *Petrobius longipalpus* Koch & Berendt = *Machilis* sp.).

M. macrura (Menge 1854) [In Keilbach 1982: 205]

Silvestri 1912 (zusätzl. S.-angabe): 53 (Best.-schl.), 65.

M. cf. *macrura* [Fehlt in Keilbach 1982]

Kosmowska-Ceranowicz & Mierzejewski +1978: 42, Abb. 474 (Habitus).

M. palaemon Olfers 1907 (part.), Silvestri 1912 [Fehlt in Keilbach 1982]
Olfers +1907: 15, Abb. 28 (part.); Silvestri 1912: 53 (Best.-schl.), 54, 65, Abb. VIII (Augen, Taster, Fuß, Sternite).

M. polypoda (L.) Burmeister 1832
[In Keilbach 1982: 206 (sub: nomen nudum)]
Burmeister 1832: 637; Handlirsch 1906–08: 681 (sub: *Machilis* (*polypoda*) Burmeister).

M. saliens (Menge 1854) [In Keilbach 1982: 206]
Silvestri 1912: 57, 66 (sub: Syn. von *M. corusca*).

M. seticornis (Koch & Berendt 1854) [In Keilbach 1982: 206]
Menge +1854: 114 (sub: *Petrobius seticornis*); Silvestri 1912: 66 (sub: *Petrobius seticornis* Koch & Berendt = *Machilis* sp.?).

M. succini Gadeau de Kerville 1894
[In Keilbach 1982: 205 (sub: Syn. von *M. diastatica*)]
Silvestri 1912: 56 (sub: Syn. von *M. diastatica*), 65 (sub: ? *Machilis*).

Machilodes Olfers 1907

M. diastatica Olfers 1907
Siehe: *Machilis diastatica* (Olfers 1907).

Neomachilellus

? *Neomachilellus* sp. Wygodzinsky 1971 (Mex.B.)
Siehe in Keilbach 1982: 206.

Petrobius

Siehe unter *Machilis*.

Praemachilis

P. cineracea (Olfers 1907) (part.), Silvestri 1912 [In Keilbach 1982: 205]
Olfers +1907: 12, Abb. 13 (part.); Larsson 1978: 115; Silvestri 1912 (zusätzl. S.-angabe): 52 (Best.-schl.), 65.

B. Kopal-Archaeognatha

Fam. Machilidae

Machilidae sp.
Hiura & Miyatake +1974: 389, Taf. 112 Fig. 3 (Habitus) (Miz.A.).

3.2.2. Zygentoma

A. Bernstein-Zygentoma

Ordnung Zygentoma

Kohring & Schlüter +1989: 44, 53 (Siz.B.); Rasnicyn +1980: 23 (Balt.B., Burm.B., Sib.B.).

Familien

Fam. Ateluridae

Schlee +1986: 77, Abb. 22 (Habitus) (Dom.B.).

Fam. Lepidothrichidae

Ander 1942: 57; Rasnicyn +1980: 23 (Sib.B.); Schumann & Wendt +1989: 38 (Bitt.B.); Silvestri 1912: 51 (sub: Lepidothricinae); Wygodzinsky +1961: 621, 626; Žerichin +1978: 84 (Sib.B.).

Lepidion Menge 1854

L. pisciculus Menge 1854
Siehe: *Lepidothrix pilifera* Menge 1854.

Lepidothrix Menge 1854

Ander 1942: 8; Menge +1854: 117; Silvestri 1912: 44, 49.

L. pilifera Menge 1854 [In Keilbach 1982: 205]
Barthel & Hetzer +1982: 324, Abb. 1 (S. 329) (Habitus) (Bitt.B.); Handlirsch 1906—08: 682 (sub: ? *Lepisma pilifera* u. *Lepisma* (s. l.) *pisciculus*); — +1925: Abb. 198 (S. 215) (Habitus — nach Silvestri); Menge +1854 (Berichtigung d. S.-angabe): 117 [nicht: 113] (sub: *Lepidothrix piliferum* u. *Lepidion* [nicht: *Lepidothrix*] *pisciculus*); Rasnicyn +1980: Abb. 1 (S. 24) (Habitus — nach Silvestri); Silvestri 1912 (zusätzl. S.-angabe): 64; Stach +1972: 416; Wygodzinsky +1961: 621, 623.

Fam. Lepismatidae

Bachofen-Echt 1949: 71, Abb. 61 (Habitus); Larsson 1978: 115, Taf. 7 Fig. A (Habitus); Stach +1972: 416; Žerichin & Sukačeva +1973: 12, 21, 22, Tab. 4 (S. 19), Tab. 5 (S. 23) (Sib.B.).

Lampropholis Menge 1854

Menge +1854: 8, 117 (sub: *Lompropholis*), 124; Rasnicyn +1980: 23; Silvestri 1912: 44, 46. —
Typusart (design. Silvestri 1912): *Lepisma dubia* Koch & Berendt 1854.

*L. argentata (*Koch & Berendt 1854)
Siehe *Lampropholis dubia (*Koch & Berendt 1854).

L.? *burmiticus* Cockerell 1917 [In Keilbach 1982: 205]
Cockerell 1917b [statt: 1917]. — (Burm.B.).

L. dubia (Koch & Berendt 1854) [In Keilbach 1982: 204]
Silvestri 1912 (zusätzl. S.-angabe): 64, 65; Stach +1972: 416 (irrtüml. sub: *Lamptopholis*).

Lepisma

L. argentata Koch & Berendt 1854
Siehe: *Lampropholis dubia* (Koch & Berendt 1854).

L. dubia Koch & Berendt 1854
Siehe: *Lampropholis dubia* (Koch & Berendt 1854).

L. mengei Giebel 1856
Siehe: *Lampropholis dubia* (Koch & Berendt 1854).

B. Kopal-Zygentoma

Zygentoma-Einschlüsse in Kopal sind aus der Literatur nicht bekannt.

4. Zusammenstellung der „Apterygota"-Einschlüsse in Bernsteinen verschiedener Herkunft – ausgenommen Baltischer Bernstein

Arkansas-Bernstein

Entognatha
Collembola: Collembola sp.

Bitterfeld-Bernstein

Entognatha
Collembola: Collembola sp.

„Thysanura"
Archaeognatha: Machilidae
Zygentoma: Lepidothrichidae
Lepidothrix pilifera Menge 1854

Burma-Bernstein

„Thysanura"
Zygentoma: Lepismatidae
Lampropholis (?) *burmiticus* Cockerell 1917

Canadischer Bernstein

Entognatha
Collembola: Protentomobryidae
Protentomobrya walkeri Folsom 1937

Dominikanischer Bernstein

Entognatha
Collembola: Entomobryidae
Cyphoderus sp. 1 u. 2 Mari Mutt 1983
Lepidocyrtus sp. Mari Mutt 1983
Paronella sp. Mari Mutt 1983
Pseudosinella sp. Mari Mutt 1983
Salina sp. Mari Mutt 1983
Seira sp. Mari Mutt 1983

Isotomidae
Cryptopygus sp. Mari Mutt 1983
Isotoma (Desoria) sp. 1 u. 2 Mari Mutt 1983

Sminthuridae
Sphyrotheca sp. Mari Mutt 1983

„Thysanura“
Archaeognatha: Machilidae
Zygentoma: Ateluridae

Libanon-Bernstein

Entognatha
Collembola: Collembola sp.

„Thysanura“
Archaeognatha: Archaeognatha sp.

Mexikanischer Bernstein

Entognatha
Collembola: Entomobryidae
Drepanura sp. Christiansen 1971
Entomobrya decora Nic. ?
Entomobrya litigiosa Denis ?
Entomobrya trifasciata Handschin ?
Entomobrya sp. Christiansen 1971
Lepidocyrtinus frater Bonet ?
Lepidocyrtus cf. *geayi* Denis
Lepidocyrtus sp. Christiansen 1971
Paronella ? sp. Christiansen 1971
Salina tristani Denis ?
Isotomidae
Isotomina sp. Christiansen 1971
Isotomurus retardatus Folsom (rez. Art)

„Thysanura“
Archaeognatha: Machilidae
? *Neomachilellus* sp. Wygodzinsky 1971

Sibirischer Bernstein

Entognatha
Collembola: Arthropleona
Symphypleona (Sminthuridae ?)

„Thysanura“
Archaeognatha: Machilidae
Zygentoma: Lepidothrichidae
Lepismatidae (?)

Sizilianischer Bernstein

„Thysanura“
Zygentoma: Zygentoma sp.

Entognatha
Collembola: Arthropleona

5. Literatur-Nachtrag

In diesem Literatur-Nachtrag sind diejenigen Literaturangaben aufgeführt, die in Keilbachs Bibliographie fehlen, fehlerhaft sind oder zusätzliche Hinweise erfordern. Sie sind im Katalog durch ein hochgestelltes Kreuz vor der Jahreszahl gekennzeichnet.

Baroni Urbani, C. & Saunders, J. B. (1983): The fauna of the Dominican Republic amber: the present status of knowledge. – 9a Conferencia geologica del Caribe; Memorias, **1** (1980): 213–223, 1 Abb., 3 Taf.; Santo Domingo.

Barthel, M. & Hetzer, H. (1982): Bernstein-Inklusen aus dem Miozän des Bitterfelder Raumes. – Zeitschrift für angewandte Geologie, **28**: 314–336, 16 Abb., 7 Taf., 2 Diagr.; Berlin.

Bombicci, L. (1890): La Collezione di Ambre siciliane posseduta dal Museo di Mineralogia della R. Universita di Bologna e nuove Considerazioni sull' Origine dell' Ambra gialla. – Memorie della Reale Accademia della Scienze dell' Istituto di Bologna, Ser. 4, **10**: 473–486; Bologna.

Brues, C. T., Melander, A. L. & Carpenter, F. M. (1954): Classification of Insects. Keys to the living and extinct families of insects, and to the living families of other terrestrial arthropods. – Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard University, **108**: 1–917, 1219 Abb.; Cambridge, Mass.

Case, G. R. (1982): Arthropoda (Insecta and Arachnida). – *In*: A pictorial Guide to Fossils: 148–168, 58 Abb.; New York (Van Nostrand Reinhold Co.).

Christiansen, K. (1971) [fehlende Taf.-Angabe bei Keilbach 1982]: Taf. 2.

Davis, D.R. (1989): An exceptional fossil amber collection acquired by the Smithsonian Institution. – Proceedings of the entomological Society of Washington, **91**: 545–550, 11 Abb.; Washington.

Delamare Deboutteville, Cl. & Massoud, Z. (1968): Révision de *Protentomobrya walkeri* Folsom, Collembole du Crétacé, et remarques sur sa position systematique. – Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol, **5**: 619–630, 2 Abb.; Paris.

Ewing, H. E. (1942): The origin and classification of the Apterygota. – Proceedings of the entomological Society of Washington, **44**: 75–98, 8 Abb.; Washington.

Folsom, J. W. (1937) [nicht: 1938]: Order Collembola. – *In*: Carpenter, F. M. et al.: Insects and Arachnids from Canadian amber. – University of Toronto Studies, geological Series, **40**: 14–17, 1 Abb.; Toronto.

Handlirsch, A. (1925)*): Palaeontologie. – *In*: Schröder, C. (Hrsg.): Handbuch der Entomologie, **3**: 117–306, Abb. 52–237; Jena (Fischer).
*) Erscheinungsdatum unsicher.

Hiura, I. & Miyatake, Y. (1974): On the fossil Arthropoda in Mizunami amber from Gifu Prefecture (Pleistocene). – *In*: Mizunami amber and fossil insects. – Bulletin of the Mizunami Fossil Museum, **1**: 385–392, Taf. 111–112; Mizunami, Japan. – [Japanisch; Engl. summary in: Bull. Mizunami Foss. Mus., **2** (1975): 113].

Koch, C. L. & Berendt, G. C. (1854) – Siehe bei Keilbach (1982): Berendt, G. C. (1854).

Kohring, R. & Schlüter, T. (1989): Historische und paläontologische Bestandsaufnahme des Simetits, eines fossilen Harzes mutmaßlich mio/pliozänen Alters aus Sizilien. – Documenta naturae, **56**: 33–58, 13 Abb., 5 Taf.; München.

Kosmowska-Ceranowicz, B. & Mierzejewski, P. (1978): L'Ambiente naturale nel quale si formava l'ambra. – *In*: Ambra oro del Nord: 34–43, 10 Abb.; Venezia (Alfieri) (Ausstellungskatalog).

Kulicka, R. (1984): Zbiór inkluzji zwierzęcych w bursztynie Muzeum Ziemi PAN. – Przeglad zoologiczny, **28/3**: 387–389 (97–99)*); Wroclaw.
*) Doppelte Seitennumerierung.

– (1985): Inkluzje zwięrzece w bursztynie baltyckim w zbiorach Muzeum Ziemi PAN w Warszawie. – Wiadomości Entomologiczne, **6**: 179–186, 8 Abb.; Warszawa.

Lawrence, P. N. (1985): Ten species of Collembola from Baltic amber. – Prace Muzeum Ziemi, **37**: 101–104, Taf. I–II; Warszawa.

Mari Mutt, J. A. (1983): Collembola in amber from the Dominican Republic. – Proceedings of the entomological Society of Washington, **85**: 575–587, 43 Abb.; Washington.

Martynova, O. M. (1962): Podklass Apterygota. Pervičnobeskrylye. – *In*: Osnovy Paleontologii. Spravočnik dlja Paleontologov i Geologov SSSR: Členistonogie, Trachejnye i Chelicerovye (Red.: Rodendorf, B. B.): 45–48, Abb. 28–37; Moskwa (Akademija

McAlpine, J. F. & Martin, J. E. H. (1969) – Siehe bei Keilbach (1982): Mac Alpine & Martin (1969). – [Mac Alpine = falsche Schreibweise!]

Menge, A. (1854) – Siehe bei Keilbach (1982): Berendt, G. C. (1854).

Meunier, F. (1899e): Note sur les Collemboles de l'ambre tertiaire. – Annales de la Société scientifique de Bruxelles, **23** (Bull.): 261–262; Louvain.

Mierzejewski, P. (1978): Electron microscopy study on the milky impurities covering arthropod inclusions in the Baltic amber. – Prace Muzeum Ziemi, **28**, Prace geologiczne: 79–84, Taf. I–VIII; Warszawa.

Olfers, E. W. M. (1905): (. . . Flügellose Arthropoden des Bernstein in ihrer Beziehung zur Descendenztheorie). – Schriften der Physikalisch-ökonomischen Gesellschaft zu Königsberg in Pr., **46**: 100–104; Königsberg.

– (1907) – Siehe bei Keilbach (1982) im Literaturverzeichnis: Olfers (1908). [In seiner Artenliste zitiert Keilbach jedoch jeweils: Olfers 1907].

Paclt, J. (1956): Biologie der primär flügellosen Insekten. 258 S., 138 Abb.; Jena (Fischer).

Rasnicyn, A. P. (1980): Podklass Lepismatona (= Apterygota s. str.). – *In*: Istoričeskoe Razvitie Klassa Nasekomych (Red.: Rodendorf, B. B. & Rasnicyn, A. P.). – Trudy paleontologičeskogo Instituta, **175**: 22–24, Abb. 1–2; Moskva (Akademija Nauk SSSR).

Schlee, D. (1972): Bernstein aus dem Libanon. – Kosmos, **68**/11: 460–463, 2 Abb.; Stuttgart.

– (1986): Der Bernsteinwald. – *In*: Katalog der Mineralfachmesse „Mineralientage München“ (18.–19. X. 1986): 65–80, 32 Abb. (Anläßlich der Bernsteinausstellung zur Sonderschau „Versteinerte Wälder der Urzeit“).

– (1990): Das Bernstein-Kabinett. Begleitheft zur Bernsteinausstellung im Museum am Löwentor, Stuttgart. – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Ser. C, Nr. **28**: 100 S., 73 Abb.; Stuttgart.

Schlee, D. & Glöckner, W. (1978): Bernstein. Bernsteine und Bernsteinfossilien. – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Ser. C, Nr. **8**: 72 S., 10 Abb., 16+2 Farbtafeln; Stuttgart.

Schlüter, T. (1978): Zur Systematik und Palökologie harzkonservierter Arthropoda einer Taphozönose aus dem Cenomanium von NW-Frankreich. – Berliner geowissenschaftliche Abhandlungen, Reihe A, **9**: 150 S., 99 Abb., 13 Taf., 10 Tab.; Berlin.

Schubert, K. (1961): Neue Untersuchungen über Bau und Leben der Bernsteinkiefern [*Pinus succinifera* (Conw.) emend.]. – Beihefte zum geologischen Jahrbuch, **45**: 149 S., 21 Taf., 1 Tab.; Hannover.

Schumann, H. & Wendt, H. (1989): Zur Kenntnis der tierischen Inklusen des Sächsischen Bernsteins. – Deutsche entomologische Zeitschrift, **36**: 33–44; Berlin.

Scourfield, D. J. (1940): The oldest known fossil insect (*Rhyniella praecursor* Hirst & Maulik). Further details from additional specimens. – Proceedings of the Linnean Society of London, **152** (1939–40): 113–131, 11 Abb.; London.

Sherichin, W. W. – Siehe: Žerichin, V. V.

Skalski, A. W. & Veggiani, A. (1988): Fossil resins in Sicily and northern Apennines; Geology and organic content. – Abstracts. The 6. Meeting on Amber and amber-bearing Sediments. 20.–21. X. 1988: 29b; Warsaw.

Spahr, U. (1981a): Bibliographie der Bernstein- und Kopal-Käfer (Coleoptera). – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Ser. B, Nr. **72**: 21 S.; Stuttgart.

– (1981b): Systematischer Katalog der Bernstein- und Kopal-Käfer (Coleoptera). – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Ser. B, Nr. **80**: 107 S.; Stuttgart.

– (1985): Ergänzungen und Berichtigungen zu R. Keilbachs Bibliographie und Liste der Bernsteinfossilien – Ordnung Diptera. – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Ser. B, Nr. **111**: 146 S.; Stuttgart.

– (1987): Ergänzungen und Berichtigungen zu R. Keilbachs Bibliographie und Liste der Bernsteinfossilien – Ordnung Hymenoptera. – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Ser. B, Nr. **127**: 121 S.; Stuttgart.

– (1988): Ergänzungen und Berichtigungen zu R. Keilbachs Bibliographie und Liste der Bernsteinfossilien – Überordnung Hemipteroidea. – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Ser. B, Nr. **144**: 60 S.; Stuttgart.

– (1989): Ergänzungen und Berichtigungen zu R. Keilbachs Bibliographie und Liste der Bernsteinfossilien – Überordnung Mecopteroidea. – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Ser. B, Nr. **157**: 87 S.; Stuttgart.

Stach, J. (1972): Owady bezskrzydłe (Apterygota) z bursztynu bałtyckiego. (Engl. Untertitel: Apterygota (Insecta) from the Baltic amber). – Przegląd zoologiczny, **16**: 416–420, 2 Abb.; Warszawa.

Weitschat, W. (1987): Bernstein der Insel Sylt. – *In*: Hacht, U. (Hrsg.): Fossilien von Sylt: 109–121, 4 Abb.; Hamburg.

Weitschat, W., Bismarck, R. v., Haenel, W. & Lierl, H. J. (1978): Leben im Bernstein. – 48 S., 40 Abb.; Hamburg (Geol.-Paläontolog. Institut d. Universität Hamburg). (Ausstellungskatalog).

Whalley, P. E. S. (1980): Neuroptera (Insecta) in amber from the Lower Cretaceous of Lebanon. – Bulletin of the British Museum (Nat. Hist.), Geology Series, **33**/2: 157–164, 12 Abb.; London.

Williamson, G. C. (1932): The book of amber. 268 S., 6 Taf.; London (E. Benn).

Wygodzinsky, P. (1961): On a surviving representative of the Lepidotrichidae (Thysanura). – Annals of the entomological Society of America, **54**: 621–627, 54 Abb.; Baltimore.

Yoshii, R. (1974): Insecta: Collembola. – *In*: Mizunami amber and fossil insects. – Bulletin of the Mizunami Fossil Museum, **1**: 409–411; Mizunami, Japan.

Žerichin, V. V. (1978): Razvitie i smena melovych i kajnozojskich faunističeskich kompleksov. (Trachejnye i Chelicerovye). – Trudy paleontologičeskogo Instituta, **165**: 1–198, 20 Abb., 3 Tabellen; Moskva (Akademija Nauk SSSR).

Žerichin, V. V. & Sukačeva, I. D. (1973): O melovych nasekomonosnych „Jantarjach“ (Retinitach) severa Sibiri. – *In*: Voprosy paleonotologii nasekomych. – Doklady na dvadcat četvertom ežegodnom čtenii pamjati N. A. Cholodkovskogo, 1–2 aprelja 1971: 3–48, 7 Abb., 11 Tabellen; Leningrad 1973 (Nauka).

6. Index

A

Achorutes 6
Allacma 11
Anoura 6
Anurida 6
Apterygota 5
Archaeognatha 14, 18, 19
Arthropleona 6, 19
Ateluridae 17, 18

B

Bourletiella 11

C

Campodea 5
Campodeidae 5
Ceratophysella 9
Collembola 6, 18, 19
Cryptopygus 9, 18
Cyphoderus 7, 18

D

Desoria 9, 10, 12, 18
Diplura 5
Drepanura 7, 19

E

Entomobrya 7, 12, 19
Entomobryidae 7, 12, 18, 19
Entognatha 5, 18, 19

F

Forbicina 14

G

Glessaria 13

H

Homidia 12
Hypogastrura 9
Hypogastruridae 9

I
Isotoma 6, 9, 12, 18
Isotomidae 9, 12, 18, 19
Isotomina 10, 19
Isotomurus 10, 19

K
Klebsia 14

L
Lampropholis 17, 18
Lepidion 17
Lepidocyrtinus 7, 19
Lepidocyrtus 8, 12, 18, 19
Lepidothrichidae 17, 18, 19
Lepidothrix 17, 18
Lepisma 14, 17
Lepismatidae 17, 18, 19
Lepismina 14
Lepismodion 14
Lipura 6
Lobella 12
Lophognatella 13

M
Machilidae 14, 16, 18, 19
Machilis 14
Machilodes 14, 16
Machilopsis 14
Micropa 14

N
Neanuridae 10, 12
Neomachilellus 16, 19

O
Ocellia 5
Ocelliidae 5
Omophora 6
Onychiuridae 13
Orchesella 8

P
Pachystylus 13
Paidium 8
Paronella 8, 18, 19
Petrobius 16
Podura 6, 10
Poduridae 10
Polystylus 6
Praemachilis 16
Protentomobrya 11, 18
Protentomobryidae 10, 18
Pseudachorutes 10, 12
Pseudosinella 8, 18

S
Salina 9, 18, 19
Schoettella 9
Seira 9, 18
Sminthuridae 11, 13, 18, 19
Sminthurinus 11
Sminthurus 11, 13
Sphyrotheca 11, 18
Symphypleona 7, 19

T
Tetracanthella 10
Thysanura 13, 18, 19
Tomoceridae 12, 13
Tomocerus 12, 13
Triaenura 6
Tritomurus 6

V
Vertagopus 9

X
Xenylla 6

Z
Zygentoma 16, 18, 19

Anschrift der Verfasserin:

Ute Spahr, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1.

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-8530 Neustadt a. d. Aisch

S937
NH

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 167	81 S., 11 Taf., 8 Abb., 13 Tab.	Stuttgart, 10. 12. 1990

Talpidae (Insectivora, Mammalia) aus dem Oberoligozän und Untermiozän Süddeutschlands

Late Oligocene and early Miocene Talpidae (Insectivora, Mammalia) from Southern Germany

Von Reinhard Ziegler, Stuttgart

Mit 11 Tafeln, 8 Abbildungen, 13 Tabellen

AUG 8 1991
LIBRARIES

Abstract

The Talpidae from the late Oligocene faunas of Ehrenstein 4, Eggingen-Erdbeerhecke and Eggingen-Mittelhart 1+2 as well as those from the early Miocene localities Ulm-Westtangente, Ulm-Uniklinik and Stubersheim 3 are presented. Findings from Hochheim-Flörsheim, Budenheim and Heßler in the Mainz Basin and from Tomerdingen, Haslach, Eggingen (= Eckingen), "Ulm" and Fort Eselsberg are also regarded and partly revised. The new species *Mygalea magna* n. sp. from Budenheim, *Myxomygale minor* n. sp., *Geotrypus montisasini* n. sp. and *Talpa tenuidentata* n. sp. from Ulm-Westtangente and *Geotrypus ehrensteinensis* n. sp. from Ehrenstein 4 are described and it is tried to clarify their relationships to already known taxa. A brief abstract of the history of southern German talpids from the Oligocene to the lower Miocene is given. The succession of the talpid faunas of the here regarded sites is discussed.

Zusammenfassung

Die Talpiden der oberoligozänen Faunen von Ehrenstein 4, Eggingen-Erdbeerhecke und Eggingen-Mitttelhart 1+2 sowie der untermiozänen Fundstellen Ulm-Westtangente, Ulm-Uniklinik und Stubersheim 3 werden vorgestellt. Funde von Hochheim-Flörsheim, Budenheim und Heßler aus dem Kalktertiär des Mainzer Beckens sowie jene von Tomerdingen, Haslach, Eggingen (= Eckingen), „Ulm“ und Fort Eselsberg werden ebenfalls berücksichtigt und teilweise revidiert. *Mygalea magna* n. sp. von Budenheim, *Myxomygale minor* n. sp., *Geotrypus montisasini* n. sp. und *Talpa tenuidentata* n. sp. von Ulm-Westtangente und *Geotrypus ehrensteinsis* n. sp. von Ehrenstein 4 werden beschrieben und ihre Beziehungen zu bereits bekannten Taxa zu klären versucht. Ein kurzer Abriß der Geschichte der süddeutschen Talpiden vom Oligozän bis zum Untermiozän wird gegeben und die Abfolge der Talpidenfaunen der hier behandelten Fundstellen diskutiert.

Inhalt

Einleitung 2
Systematischer Teil 5
Subfamilie Uropsilinae Dobson 1883 5
Desmanella n. sp. 5
Desmanella aff. *engesseri* Ziegler 1985 8
Subfamilie Desmaninae Thomas 1912 8
Asthenoscapter n. sp. 1+2 8
Mygalea magna n. sp. 10
Mygalea jaegeri (Seemann 1938) 12
Mygatalpa aff. *arvernensis* Schreuder 1940 14
Subfamilie Talpinae Fischer von Waldheim 1817 15
Myxomygale minor n. sp. 15
Myxomygale hutchisoni (Ziegler 1985) 19
?*Paratalpa* cf. *micheli* Lavocat 1951 20
Paratalpa brachychir (H. v. Meyer 1846) 24
Paratalpa meyeri (Schlosser 1887) 26
Paratalpa meyeri (Schlosser 1887) vel *Desmanodon antiquus* Ziegler 1985 . . 31
Geotrypus ehrensteinensis n. sp. 31
Geotrypus tomerdingensis (Tobien 1939) 35
Geotrypus montisasini n. sp. 36
Geotrypus sp. 44
Talpa tenuidentata n. sp. 44
?*Hugueneya* cf. *primitiva* (Hutchison 1974) 49
Hugueneya aff. *primitiva* (Hutchison 1974) 52
Ergebnisse 54
Literatur 58

Einleitung

Mit dem vorliegenden Beitrag über die Talpidae soll die Bearbeitung süddeutscher Insectivoren aus dem Oberoligozän bis Untermiozän vorerst abgeschlossen werden. Vorangehende Arbeiten (Ziegler 1989, 1990) galten den Heterosoricidae, Soricidae, Didelphidae, Erinaceidae, Metacodontidae und Dimylidae.

Talpiden gehören in Kleinsäugerfaunen im allgemeinen zu den weniger beachteten Gruppen. So gibt es für den süddeutschen Bereich wenig Beiträge, die diese Insectivorenfamilie zum Gegenstand haben. Aus dem süddeutschen Oligozän sind Talpidae meist nur aus vorläufigen Faunenlisten bekannt. Hoek Ostende (1989) stellte die damals verfügbaren Talpidenreste von Eggingen-Mittelhart 1+2 vor. Die Literatur über miozäne Talpiden ist überschaubar. Meist werden sie in größerem Zusammenhang mit berücksichtigt (z. B. Schlosser 1887, Stromer 1928, 1940, Seemann 1938, Tobien 1939, Stehpan-Hartl 1972, Engesser 1972, Baudelot 1972, Ziegler & Fahlbusch 1986). Eine Dokumentation der damals bekannten Typusmaterialien miozäner Talpiden verdanken wir Hutchison (1974). Ein Beitrag über die Talpiden aus der basalen Oberen Süßwasser-Molasse und zeitlich äquivalenter Spaltenfüllungen aus Süddeutschland findet sich in Ziegler (1985). Über oligozäne Talpiden von Coderet liegt eine umfängliche Monographie von Hugueney (1972) vor. Speziell mit Desmanen befaßten sich Schreuder (1940) und Rümke (1985). Ein Beitrag zur Osteologie findet sich in Campbell (1939), zur Odontologie rezenter Talpiden in A. C. Ziegler (1971).

Gegenstand dieser Arbeit sind die Talpiden von Ehrenstein 4, Eggingen-Erdbeerhecke, Ulm-Westtangente, Ulm-Uniklinik und Stubersheim 3. Da Hoek Ostende

(1989) noch nicht die gesamten Funde von Eggingen-Mittelhart 1+2 zur Verfügung standen, werden diese beiden Faunen, die jetzt vollständig aufbereitet und ausgelesen sind, nochmals berücksichtigt.

Die Umgebung von Ulm lieferte schon zu Ende des letzten Jahrhunderts bedeutende Säugetierfaunen aus der Unteren Süßwasser-Molasse. Die Faunen von Tomerdingen, Haslach, Fort Eselsberg, Eggingen (= Eckingen) und eine nicht genauer bezeichnete mit der Fundortangabe „Ulm“ beinhalten auch einige Talpiden, die zum größten Teil in die Literatur eingegangen sind (SCHLOSSER 1887, TOBIEN 1939, HUTCHISON 1974). Eggingen, das alte Eckingen, ist Typuslokalität von *Hugueneya* (= *Proscapanus*) *primitiva* und von *Teutonotalpa meyeri*, Tomerdingen locus typicus von *Geotrypus* (= „*Talpa*“) *tomerdingensis*. Die publizierten und die noch nicht bekannten Altfunde dieser Fundstellen, die in der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie sowie am Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart aufbewahrt werden, sind ebenfalls Gegenstand vorliegender Arbeit.

Die hier bearbeiteten und zum Vergleich herangezogenen Funde stammen aus folgenden Sammlungen:

BSP	Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie
IPW	Institut für Paläontologie der Universität Würzburg
SMF	Senckenberg Museum Frankfurt
SMNS	Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart
Coll. BRACHER	Eigentum des SMNS
Coll. GUTEKUNST	Eigentum des SMNS
Coll. WANNEMACHER	am SMNS einsehbar

Methoden. – Hinsichtlich der Terminologie der Zahnelemente und der postcranialen Knochen orientiere ich mich an HUTCHISON (1968, Abb. 11, 12, 14; 1974, Abb. 1–4). Die hier angewandten Meßstrecken an den postcranialen Knochen sind in Abb. 1 dargestellt. Bei den Zähnen wird die größte Länge und die größte Breite senkrecht dazu gemessen. Schwierig ist es bei den M inf., reproduzierbare Breitenwerte zu erhalten. Es ist darauf zu achten, daß das Entoconid genau senkrecht steht. Bei den M sup. wurde, abweichend von HUTCHISON (1974, Abb. 1), die Länge nicht parallel zur „base line“, sondern entlang der Außenkante gemessen. Bei den M^1 ist die Breite in der Zahnmitte (Mesostyl), bei den M^2 vorne (Parastyl) abzunehmen. Die auf diese Weise erhaltenen Werte scheinen mir eher reproduzierbar. Die Vergleichbarkeit der Meßwerte in dieser Arbeit ist gewährleistet, da ich fast alle Zähne selbst gemessen habe. Lediglich bei *Talpa minuta* von Sansan und bei *Geotrypus* cf. *jungi* von Coderet wurde auf publizierte Angaben zurückgegriffen. Da in den Abb. 6 und 7 nur die Größe der Unterkieferzähne verglichen wurde, wo es kaum sinnvolle Alternativen in der Wahl der Meßstrecken gibt, dürfte auch dort die Vergleichbarkeit gegeben sein.

Die Größenangaben erfolgen in mm. In Abb. 6 und 7 wurden die Längen- und Breitenvariationen kreuzförmig um den Mittelwert angeordnet, da keine Einzelmaße zur Verfügung standen. Durch Striche oder Linien verbundene Signaturen kennzeichnen einem Kiefer zugehörige Zähne. In den Tabellen sind die statistischen Parameter mit den üblichen Abkürzungen angegeben.

Die stratigraphische Einstufung der miozänen Fundstellen erfolgte gemäß der Gliederung von MEIN (1975) bzw. FAHLBUSCH (1976, 1981). Für die oligozänen Faunen gilt die in SCHMIDT-KITTLER (1987, Tab. 2) vorgestellte Gliederung.

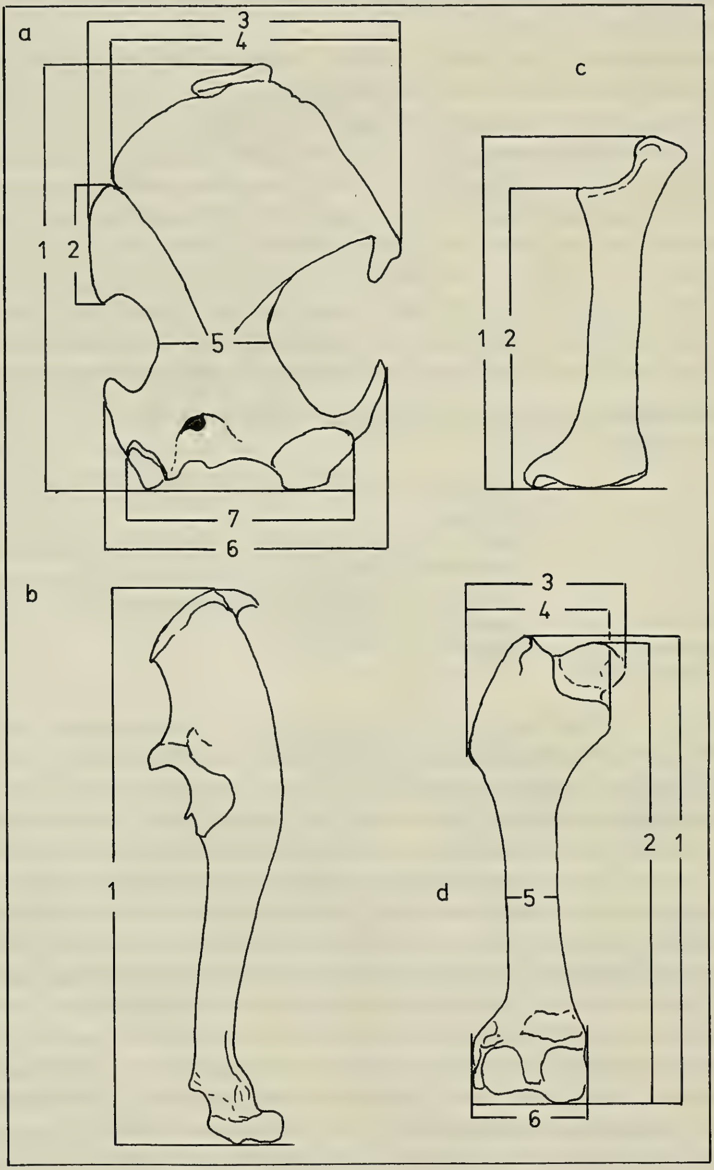


Abb. 1. *Talpa europaea*, Meßstrecken an den postcranialen Knochen.
a. Humerus sin., cranial: 1. größte Länge; 2. Länge des Tub. teres; 3. Breite proximal mit Tub. teres; 4. Breite proximal ohne Tub. teres; 5. kleinste Breite der Diaphyse; 6. größte Breite distal; 7. Breite distal ohne Epicondyli.
b. Ulna sin., lateral: 1. größte Länge.
c. Radius sin., lateral: 1. größte Länge; 2. Länge ohne Capitularfortsatz.
d. Femur sin., caudal: 1. größte Länge bis Trochanter major; 2. Länge bis Caput; 3. Breite proximal vom Trochanter tertius – Caput; 4. Breite proximal vom Trochanter tertius – Trochanter minor; 5. kleinste Breite der Diaphyse; 6. größte Breite distal.

Fundstellen: Die hier bearbeiteten und zum Vergleich herangezogenen Talpiden stammen, von wenigen Ausnahmen abgesehen, aus den gleichen Faunen wie in Ziegler (1989). Dort sind genaue Fundortangaben und ergänzende Literatur zu entnehmen. Es genügt hier zur schnellen Orientierung für jede Lokalität das stratigraphische Alter anzugeben.

Petersbuch 2:	Unteres Miozän, mittleres Orleanium	MN 4a
Stubersheim 3:	Unteres Miozän, unteres Orleanium	MN 3b
Ulm-Uniklinik:	Unteres Miozän, mittleres/oberes Agenium	MN 2
Ulm-Westtangente:	Unteres Miozän, mittleres Agenium	MN 2a
Fort Eselsberg:	Unteres Miozän, mittleres/oberes Agenium	MN 2
Haslach:	Unteres Miozän, mittleres/oberes Agenium	MN 2
Tomerdingen:	Unteres Miozän, unteres Agenium	MN 1
Eggingen	Unteres Miozän, unteres/mittleres Agenium	MN 1/2
„Ulm“:	Unteres Miozän, Agenium	Mn 1–2
Budenheim:	Unteres Miozän, mittleres Agenium	MN 2a
Heßler:	Unteres Miozän, mittleres Agenium	MN 2a
Weisenau:	Unteres Miozän, unteres Agenium	MN 1
Eggingen-Mittelhart 2:	Oligozän/Miozän-Übergang	MP 30/MN 1
Eggingen-Mittelhart 1:	Oberes Oligozän, Niveau von Coderet	MP 30
Eggingen-Erdbeerhecke:	Oberes Oligozän, Niveau von Coderet	MP 30
Ehrenstein 4:	Oberes Oligozän, Niveau von Coderet	MP 30
Hochheim-Flörsheim:	Oberes Oligozän, Niveau von Coderet	MP 30

Dank

Für die Überlassung der Funde, das Interesse an meiner Arbeit und die wertvollen Hinweise in vielen Diskussionen danke ich Herrn Dr. E. P. J. Heizmann. Die Ausleihe von Vergleichsmaterial und nicht publizierter Funde verdanke ich folgenden Herren: Profs. Drs. V. Fahlbusch und K. Heissig (beide München), Dr. Hamann (Würzburg), Prof. Dr. N. Schmidt-Kittler (Mainz), Dr. G. Storch (Frankfurt). Einige Funde von Stubersheim 3, Ulm-Westtangente und Eggingen-Mittelhart 1 stammen aus der Privatsammlung von Herrn R. Wannemacher (Tübingen).

Herrn Dr. G. Bloos danke ich für die kritische Durchsicht des Manuskripts und die redaktionelle Betreuung der Arbeit.

Die REM-Aufnahmen der Einzelzähne fertigte Frau S. Fiechtner, die übrigen Herr H. Lumpe an.

Allen sei auch an dieser Stelle herzlich gedankt.

Systematischer Teil

Subfamilie Uropsilinae Dobson 1883

Gattung *Desmanella* Engesser 1972

Desmanella n. sp.

Taf. 1, Fig. 1–9; Abb. 2

Material (Maße siehe Tab. 1, Abb. 2)

Ulm-Westtangente: SMNS 45150, 45156

Mandibelfragm. mit M_1, Mandibelfragm. mit P_4, Mandibelfragm. ohne Zähne, 58 Einzelzähne, z. T. fragmentär, 31 Prämolaren (Zugehörigkeit wahrscheinlich).

Vergleichsmaterial

Eggingen-Mittelhart 1: SMNS 44482 A17, B17

2 P_4 (Orig. Hoek Ostende 1989: 13 f., Taf. 1/3, dort *Myxomygale* cf. *engesseri*).

Eggingen-Mittelhart 2: SMNS 44721

M_2 sin., M^1-Fragm. dext. (Orig. Hoek Ostende 1989, Taf. 1, Fig. 1–2).

Beschreibung

Die Funde von Ulm-Westt. liegen fast ausschließlich in Gestalt isolierter Zähne vor. Drei kurze Unterkieferfragmente mit M_1 bzw. P_4 und eines ohne Zähne zeigen die Lage des For. mentale unter der Hinterwurzel des P_4.

P_4. – Mit 27 Zähnen ist diese Zahnposition am besten belegt. Zwölf haben an der lingualen Basis der Hauptspitze eine kleine Anschwellung, die Metaconidknospe. Der P_4 hat ein kleines mesiales Basalhöckerchen und ist von einem breiten, aber schwachen Cingulum umgeben, das distal ein kleines Talonid einfaßt. Die beiden Exemplare von Eggingen-Mittelhart 1 passen morphometrisch besser zu *Desmanella* als zu *Myxomygale*. Sie haben keine Metaconidknospe.

M inf. – Es sind nur die M_1 und M_2 überliefert. Beide haben ein markantes, von der Paraconidbasis zum Hypoconulid reichendes, unter Protoconid und Hypoconid ausgedünntes Cingulum. Am M_1 steigt die Crista obliqua in Richtung Metaconid auf, ohne den Lingualrand zu erreichen. Metacristid und Entocristid fehlen oder sind nur sehr schwach. Der M_2 hat ein deutliches Metacristid, einen etwas kleineren Trigonidwinkel, und Trigonid und Talonid sind ungefähr gleich breit.

Oberkieferzähne. – Der P^4 wirkt insgesamt plump, hat ein simsartig ausladendes, aber kaum als Spitze ausgebildetes Parastyl und einen conischen, ungefähr in der lingualen Mitte liegenden Innenhügel. Das markante, umlaufene Cingulum ist lediglich an der Vorderseite des Innenhügels unterbrochen.

Die M^1 liegen alle als Bruchstücke vor. Der Lingualteil ist gut abgegeliedert. Para- und Metaconulus entsenden nur sehr schwache labiad gerichtete Wülste und bilden mit dem Protoconus einen Halbkreis. Die Postmetaconuluscrista fehlt entweder ganz oder ist nur ein kurzer Sporn ohne Kontakt mit dem Metacingulum. Die Präparaconuluscrista mündet in das Paracingulum, welches im Parastyl endet. Das Mesostyl ist bei einem mittelgradig abgeriebenen M^1 gespalten.

Der M^2 unterscheidet sich nur im glockenförmigen Umriß vom M^1.

Prämolaren. – 30 zweiwurzelige und zwei einwurzelige Zähne werden aufgrund der Größe und wegen der morphologischen Ähnlichkeit mit jenen bekannter *Desmanella*-Arten hier zugeordnet. Sie dürften die P1–P3 inf. et sup. repräsentieren. Ein zweiwurzeliger P_2 oder P_3 sitzt auf einem kurzen Unterkieferbruchstück.

Diese hier zugeordneten Prämolaren können nicht zu *Myxomygale* gehören, die in Ulm-Westtangente mengenmäßig stärker vertreten ist als *Desmanella*, da bei *Myxo-*

Tab. 1. *Desmanella* n. sp., Ulm-Westtangente, statistische Werte der Zähne.

Zahnposition	n	R	m	s	V
LP_4	26	0,84–0,96	0,89±0,01	0,033	3,71
BP_4	26	0,45–0,52	0,49±0,01	0,018	3,67
LM_1	6	1,35–1,40	1,38±0,02	0,019	1,37
BM_1	8	0,91–1,01	0,97±0,03	0,036	3,70
LM_2	3	1,31–1,40	1,35		
BM_2	3	0,92–0,94	0,93		
LP^4	5	1,19–1,29	1,23±0,05	0,042	3,39
BP^4	6	1,00–1,14	1,08±0,05	0,046	4,20
LM^2	3	1,23–1,29	1,27		
BM^2	3	1,48–1,61	1,53		

M_3 bei *Myxomygale minor,* M^1 keine Maße *mygale* die P inf. vor dem P_4 per definitionem einwurzelig sein müssen. Bei *Asthenoscapter*, der in Ulm-Westtangente durch einen Unterkiefer mit vollständigem Prämolarengebiß vertreten ist, sind alle vier P inf. zweiwurzelig. Die P_1 und P_2 sind aber etwas größer als die *Desmanella* zugeordneten Exemplare. Lediglich die P_3 haben etwa die gleiche Größe. Daß einige der 14 Prämolaren von Inv.-Nr. 45156 P_3 von *Asthenoscapter* sind, ist nicht auszuschließen.

Diskussion

Das Genus *Desmanella* ist geographisch wie stratigraphisch weit verbreitet. Es gibt bislang acht Arten, die von der Türkei über Mitteleuropa bis Spanien vorkommen. Stratigraphisch reichen sie vom oberen Untermiozän (Petersbuch 2, MN 4a) bis ins oberste Obermiozän (Amasya und Kavurca, MN 13). Den bislang ältesten Nachweis stellt *Desmanella* n. sp. von Eggingen-Mittelhart 2 aus dem Übergang Oligozän/Miozän dar (Hoek Ostende 1989). Sie ist noch etwas kleiner als die Neufunde von Ulm-Westt., am M_1 ist das Labialcingulum etwas stärker. In Ulm-Westt. ist *Desmanella* zwar zahlenmäßig relativ gut belegt, da aber fast nur isolierte Zähne

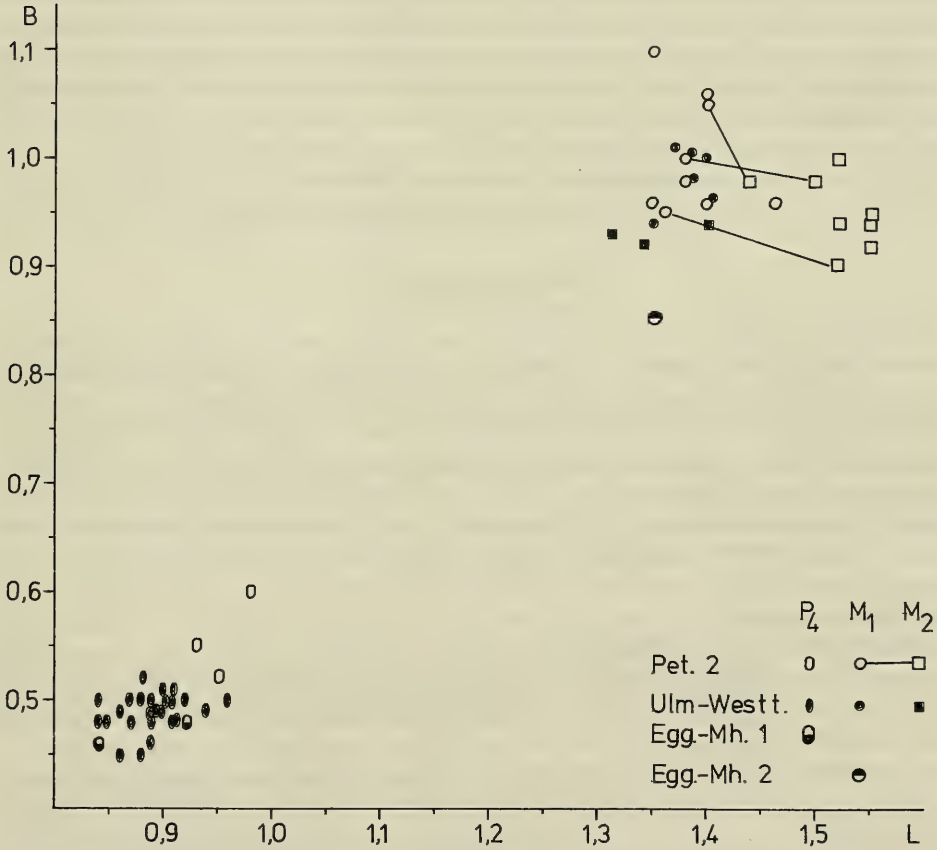


Abb. 2. *Desmanella*, Längen-/Breiten-Diagramm für die P_4, M_1 und M_2.
Petersbuch 2: *Desmanella engessseri.*
Ulm-Westtangente, Eggingen-Mittelhart 1+2: *Desmanella* n. sp.

vorliegen, fehlen wesentliche diagnostische Merkmale. Von der nächst jüngeren *Desmanella engesseri* aus Petersbuch 2 unterscheidet sie sich durch die zum Teil kleineren Zähne, die abweichende Größenbeziehung zwischen den beiden ersten M inf. und in der schwachen bis fehlenden Postmetaconuluscrista der M^1 und M^2. Die kleine Population von Ulm-Westtangente repräsentiert mit Sicherheit eine neue Art. Aufgrund des Mangels an diagnostischen Merkmalen soll aber *Desmanella* n. sp. genügen. Die Funde von Eggingen-Mittelhart 1+2 könnten zu dieser Art gehören. Die Zugehörigkeit zu den Uropsilinae ist anhand des vorliegenden Materials nicht zu begründen. Eine Stellungnahme dazu und die verschiedenen Ansichten finden sich in Ziegler (1985: 138 f.).

Desmanella aff. *engesseri* Ziegler 1985

Material
Stubersheim 3: SMNS (Coll. Bracher)
45169 M^1 dext. 1,79 × 1,33.

Ein kleiner M^1 mit beschädigtem Protoconus, gut abgegliedertem Para- und Metaconulus und kontinuierlicher, in das Metacingulum mündender Postmetaconuluscrista ist nur geringfügig kleiner als bei *Desmanella engesseri* von Petersbuch 2. Bei *Desmanella* von Ulm-Westtangente hat der M^1 keine Postmetaconuluscrista. Das vorliegende Exemplar zeigt zumindest enge Beziehungen zur Form von Petersbuch 2 an und kann als *Desmanella* aff. *engesseri* bestimmt werden.

Subfamilie Desmaninae Thomas 1912

Gattung *Asthenoscapter* Hutchison 1974

Asthenoscapter n. sp. 1+2

Taf. 1, Fig. 10; Abb. 4

v 1859 *Talpa*, kleine Spezies. – Meyer, H. v., Mitteilungen an Professor Bronn gerichtet, S. 173.
v 1887 *Talpa meyeri* n. sp. – Schlosser, M., Die Affen, Lemuren, etc., S. 133, Taf. 3, Fig. 59.
v 1887 *Talpa brachychir* H. v. Mey. – Schlosser, M., Die Affen, Lemuren, etc., S. 131, Taf. 3, Fig. 52, 57.
v 1974 *Asthenoscapter* nov. sp. – Hutchison, J.–H., Notes on type specimens of European Miocene Talpidae etc., S. 219 f., Tab. 1, Taf. 37, Fig. 5a, b.

Material
Asthenoscapter n. sp. 1.
Haslach: SMNS (Coll. Gutekunst)
3961.1 Mand. dext. mit P_2–M_3, z. T. stark beschädigt, mit Lingualseite in Matrix eingebettet; Maße: P_2 0,67 × 0,42, P_3 0,69 × 0,47, P_4 1,07 × 0,76, M_1 1,63 × –, M_2 1,67 × –, M_3 1,37 × – (Orig. Schlosser 1887: 133, Taf. 3, Fig. 59).
3961.2 Mand. dext. mit P_3–P_4, mit Labialseite in Matrix eingebettet; Maße: P_3 0,73 × –, P_4 keine (beide Mandibeln Belege H. v. Meyer 1859: 173).
Haslach: BSP
1881 IX 4 Mand. sin. mit P_4–M_3, lingual in Sediment eingebettet; Maße: P_4 1,10 × 0,65, M_1 1,55 × 1,06, M_2 1,65 × –, M_3 1,36 × – (Orig. Schlosser 1887: 131, Taf. 3, Fig. 52, 57; Hutchison 1974: 220, Tab. 1, Abb. 15, Taf. 37, Fig. 5).

Asthenoscapter n. sp. 2
Ulm-Westt.: Coll. WANNEMACHER
UW3 Mand. sin. mit P_1–M_3; Maße: LP_1–M_3 7,35, LP_1–P_4 2,95, LM_1–M_3 4,45, P_1 0,78 × 0,40, P_2 0,81 × 0,40, P_3 0,73 × 0,43, P_4 1,05 × 0,60, M_1 1,65 × 0,99, M_2 1,58 × 1,02, M_3 1,27 × 0,87.

Beschreibung

Von dem mit der Lingualseite in Sediment eingebetteten Unterkiefer aus Haslach (SMNS 3961.1) ist nur das vor dem M_1 basal beschädigte Corpus mandibulae erhalten. P_2 bis P_4 sind zweiwurzelig, ihr Cingulum dünnt labial aus. Bei P_2 und P_3 liegt die Spitze in der mesialen Zahnhälfte. Der P_4 hat ein schwaches Parastylid und eine leichte distolinguale Anschwellung, die Metaconidknospe. Am M_1 ist die bis zur Mitte der Trigonidrückwand reichende Crista obliqua und das breite Labialcingulum zu erkennen. M_2 und M_3 sind stark beschädigt.

Bei dem anderen – mit der Labialseite eingebetteten – Exemplar von Haslach (SMNS 3961.2) sind nur der P_3 und der beschädigte P_4 erhalten. An zusätzlicher Information bieten sie nur das breite Lingualcingulum.

Am besten erhalten ist ein Unterkiefer mit P_1–M_3 von Ulm-Westt. aus der Coll. WANNEMACHER. Das For. mentale liegt unter dem Trigonid des M_1. Alle Prämolaren sind zweiwurzelig und haben stark usierte Spitzen. In einigen Details bestehen Unterschiede zu den Haslacher Exemplaren. Bei SMNS 3961.1 sind P_2 und P_3 ungefähr gleich groß, $M_1 < M_2$. Hier ist der P_2 etwas länger als der P_3 und $M_1 > M_2$. Die P inf. haben keine seitlichen Cingula. Die Labialcingula der M inf. sind schwächer als bei der Form von Haslach und unter dem Protoconid unterbrochen. Am M_2 und M_3 reicht die Crista obliqua bis lingual, der M_2 hat ein Metastylid.

Diskussion

Das Genus *Asthenoscapter* wurde von HUTCHISON (1974: 215 ff.) beschrieben. Typusart und bislang einzige Spezies ist *Asthenoscapter meini* von La Grive. HUTCHISON (l. c., S. 220, Tab. 1, Abb. 15, Taf. 37, Fig. 5) ordnet einen Unterkiefer mit assoziiertem Maxillarfragment von Haslach (BSP 1881 IX 4), der bei SCHLOSSER (1887, Taf. 3, Fig. 52, 57, nur Unterkiefer) als *Talpa brachychir* H. v. MEYER abgebildet ist, der Gattung *Asthenoscapter* zu. Als Unterschiede zu *A. meini* erwähnt er das schwächere Metacristid der M inf. und das größere Parastylid des P_4 und glaubt zu recht, daß die Form aus Haslach eine andere Art repräsentiert. Die beiden Unterkieferbruchstücke von Haslach aus der Coll. GUTEKUNST (SMNS 3961.1 bei SCHLOSSER 1887, Taf. 3, Fig. 59 als *Talpa meyeri* abgebildet) gleichen, soweit der Erhaltungszustand diese Beurteilung zuläßt, dem Exemplar aus der Münchner Sammlung. Da sie keine wesentliche zusätzliche Information bringen, muß auch hier von der Benennung der Art abgesehen werden.

Der Neufund von Ulm-Westt. dürfte aufgrund der oben erwähnten Unterschiede eine weitere, neue Art repräsentieren. Auch hier wäre die Benennung einer neuen Art kein Gewinn. Es genügt, die Art aus Haslach als *Asthenoscapter* n. sp. 1, jene aus Ulm-Westt. als *Asthenoscapter* n. sp. 2 zu führen.

Mit *Desmanella* von Ulm-Westtangente ist diese Form nicht zu verwechseln. Diese ist insgesamt kleiner, hat gedrungenere Zähne, und beim M_1 ist der Trigonidwinkel durch das stärker gebogene Paracristid kleiner. Das For. mentale liegt weiter oral. Weitere Unterschiede zwischen *Asthenoscapter* und *Desmanella* stellt Engesser (1980: 107 f.) zusammenfassend dar.

Etwas schwieriger ist *Asthenoscapter* von *Myxomygale minor* von Ulm-Westtangente anhand isolierter P_4–M_3 zu unterscheiden. Der P_4 ist bei beiden Formen etwa gleich groß, hat aber bei *Asthenoscapter* keine seitlichen Cingula, soweit die Erhaltung diese Beurteilung zuläßt. Bei *Myxomygale* ist ein deutliches, vor allem lingual breites Cingulum vorhanden. Die M inf., vor allem die beiden ersten, sind deutlich größer als bei *Myxomygale minor*. Die Kronenbasis ist unter dem Protoconid hochgezogen, bei *Myxomygale* dagegen eher gerade, zudem ist das Ectocingulid bei dieser Form nicht unterbrochen. Bei den P^4–M^3 sehe ich keine Verwechslungsmöglichkeiten.

Gattung *Mygalea* Schreuder 1940

Mygalea magna n. sp.

Taf. 2, Fig. 1–2; Abb. 3

v 1988 *Mygalea* cf. *antiqua* (Pomel, 1848). – Storch, G., Insectivoren (Mammalia) aus dem Kalktertiär, S. 342.

Holotypus: Corpus mandibulae sin. mit Alveolen von I_1–P_1 und P_2–M_3 in situ; Senckenberg-Museum Frankfurt, SMF 87/7; Taf. 2, Fig. 1. Maße: LI_1-Alveole–M_3 15,6 LP_1-Alveole–M_3 13,1 LP_1-Alveole–P_4 5,8 LM_1–M_3 7,25 P_2 1,38 × 0,75 P_3 1,70 × 0,96 P_4 2,25 × 1,29 M_1 2,76 × 1,63 M_2 2,48 × 1,67 M_3 2,09 × 1,30 H unter M_1 (lingual und labial) 2,7.

Locus typicus: Budenheim oder Heßler im Kalktertiär des Mainzer Beckens.

Stratum typicum: Hydrobien-Schichten, Unter-Miozän, Mittel-Agenium, MN 2a (Storch 1988).

Derivatio nominis: lat. magnus = groß; *Mygalea magna* ist die größte bisher bekannte Art der Gattung.

Material

Budenheim oder Heßler: SMF

87/7 Holotypus.

87/8 Mandibelfragm. dext. mit M_1 2,71 × 1,54.

87/9 Humerus sin. (prox. beschädigt); erhaltene L 12 (3) 2,3 (6) 6,85 (7) 6,2 (Meßstrecken siehe Abb. 1).

Diagnose. – Große *Mygalea*-Art, Forr. mentalia unter P_1/P_2 und unter vM_1, For. mandibulae über dem aboralen Ende der Linea mylohyoidea, $M_1>>M_2$ Humerus lang und schlank, beulenförmiges Tub. teres, spitzes Tub. pectoralis, breites Distalende.

Beschreibung des Holotypus

Vom Unterkiefer ist das Corpus mandibulae einschließlich der Basis des Ramus ascendens erhalten. Die Forr. mentalia liegen unter P_1/P_2 und unter dem Trigonid des M_1, das For. mandibulae über dem aboralen Ende der Linea mylohyoidea. Die Symphyse reicht bis unter den P_2. Die Alveole des I_1 ist die größte, die der einwurzeligen I_2, I_3, C und P_1 sind ungefähr gleich groß. Die Prämolaren nehmen nach aboral an Größe zu. P_2–P_4 sind zweiwurzelig und durch die von der Spitze ausgehenden mesialen und distalen Grate schneidend. Das breite, starke Cingulum fehlt bei P_2 labial, bei P_3 und P_4 ist es an der labialen Basis der Hauptspitze unterbrochen. Der P_4 hat eine markante Metaconidknospe. Die M inf. nehmen nach aboral rasch an Größe ab. Es sind weder Metacristid noch Entocristid ausgebildet. Die Crista obliqua reicht am M_1 bis zur Mitte der Trigonidrückwand, an M_2 und M_3 steigt sie ein Stück zum Metaconid auf.

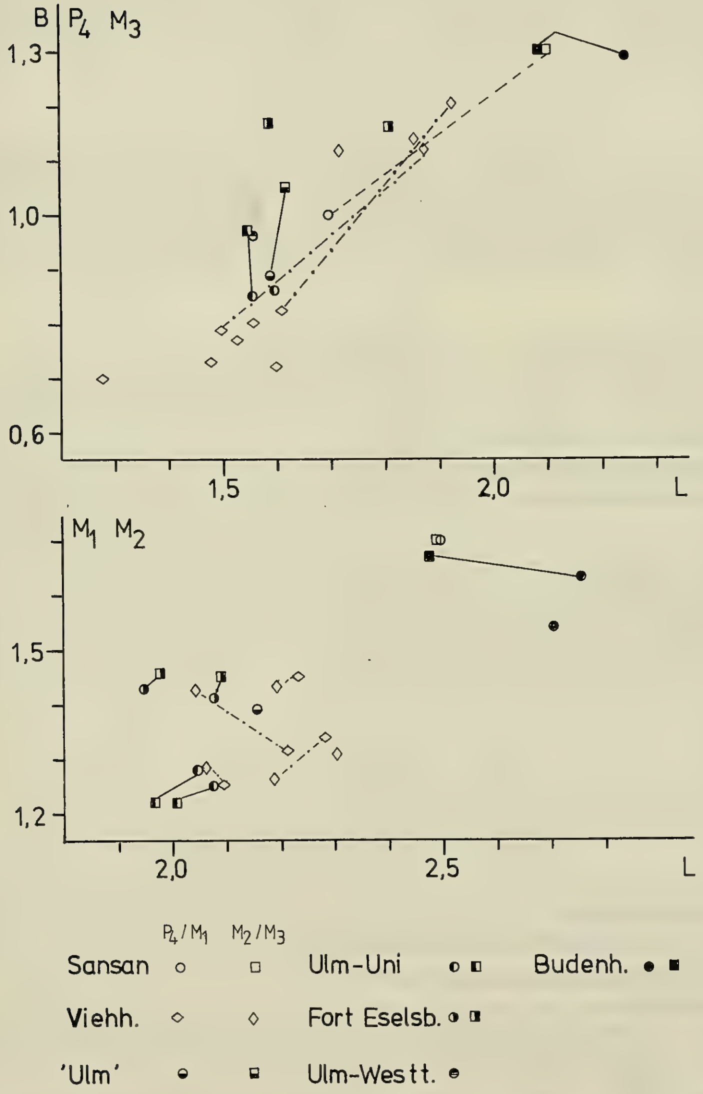


Abb. 3. *Mygalea*, Längen-/Breiten-Diagramm für die P_4 und M_1–M_3.
Sansan: *Mygalea antiqua*, Werte aus Schreuder (1940, Tab. 3).
Viehhausen, Ulm-Uniklinik, „Ulm“, Fort Eselsberg, Ulm-Westtangente: *Mygalea jaegeri*.
Budenheim: *Mygalea magna*.

Beschreibung der übrigen Reste

Der auf einem kurzen Unterkieferrest sitzende M_1 gleicht dem des Holotypus. Am typisch desmaninen Humerus sind das Caput und beide Tubercula abgebrochen, so daß zur Gesamtlänge etwa 1,5 mm fehlen. Die Fossa brachialis muß seicht gewesen sein. Der starke Pectoralkamm endet in einem spitzen Pectorlatuberculum. Das Tub. teres ist warzenförmig und zeigt von medial die flache, längliche Rauhigkeit für den Ansatz des M. teres. Das Distalende ist breit, zwischen Trochlea und der Fossa lig. m. flexor digit. tief gekerbt und vom For. epicondyli med. durchbohrt. Fossa olecrani und Fossa radialis sind seicht. Die Spina des Epicondylus med. ist abgebrochen.

Differentialdiagnosen

Es gibt bislang zwei Arten von *Mygalea*. Typusart ist *M. antiqua* (Pomel) von Sansan. Aus der Braunkohle von Viehhausen bei Regensburg beschrieb Seemann (1938: 20 ff.) *Scaptonyx jaegeri*, der ebenfalls zur Gattung *Mygalea* gehört (Hutchison 1974: 221). *Mygalea jaegeri* ist auch in den agenischen Faunen am Eselsberg (Ulm) vertreten.

M. magna unterscheidet sich von *M. antiqua* durch:
- abweichende Proportionen der Mandibularzähne und vor M_2 deutlich größere Zähne;
- die stärkere Metaconidknospe am P_4;
- die etwas weiter aboral liegenden Forr. mentalia;
- den stärkeren Pectoralkamm und das spitze Pectoraltuberkel des Humerus.

M. magna unterscheidet sich von *M. jaegeri* durch:
- deutlich größere Dimensionen und abweichende Größenbeziehungen zwischen den M. inf.;
- das über der Linea mylohyoidea liegende For. mandibulae;
- die stärkere Metaconidknospe am P_4.

Diskussion (siehe S. 13 f.)

Mygalea jaegeri (Seemann 1938)

Taf. 2, Fig. 3–4; Taf. 3, Fig. 1–4; Abb. 3

v 1938 *Scaptonyx jaegeri* nov. spec. – Seemann, I., Die Insektenfresser, Fledermäuse und Nager, S. 20 ff., Abb. 12–18, Taf. 1, Fig. 2.

Material und Maße (siehe auch Abb. 3)

Ulm Uniklinik: SMNS

43279 Unterkiefer sin. mit P_4–M_3 und dext. mit P_3–M_2 von einem Individuum, in Sedimentblock.

Maße:	sin.	dext.
P_3		1,19 × 0,58
P_4	1,56 × 0,85	1,60 × 0,86
M_1	2,05 × 1,28	2,08 × 1,25
M_2	1,97 × 1,22	2,01 × 1,22
M_3	1,55 × 0,97	
LM_1–M_3	5,7	

Ulm-Westtangente: SMNS
44817 1 P_3 sin. 1,20 × 0,71
2 P_4 sin. 1,56 × 0,96
3 P^4 dext. 1,60 × –
4 P^4 sin. 1,55 × –
Fort Eselsberg: SMNS
9861.1 Unterkiefer dext. mit M_1–M_3, lingual in Sediment eingebettet.
LM_1–M_3 6,1 LP_4 ca. 1,33 M_1 2,08 × 1,41 M_2 2,09 × 1,45
M_3 1,89 × 1,16.
44808 Unterkiefer sin. mit M_1–M_3, lingual in Sediment eingebettet.
LM_1–M_3 5,6 M_1 1,95 × 1,43 M_2 1,98 × 1,46 M_3 1,69 × 1,17.
„Ulm“: SMNS
44809 Unterkiefer dext. mit P_2–M_3, labial in Sediment eingebettet.
LM_1–M_3 5,7 P_2 0,86 × 0,53 P_3 1,11 × – P_4 1,59 × 0,89.
M_1 2,16 × 1,39 M_2 2,16 × – M_3 1,63 × 1,05.

Vergleichsmaterial: Institut für Paläontologie Univ. Würzburg
IPW 069, 146, 154, 279–281, 283–284, 308 (= 121c), 335.
Teilskelett mit Unter- und Oberkiefer sin. & dext. (Lectotypus), 7 Unterkiefer mit Zähnen, 4 isolierte Zähne, 3 Humeri; (außer Nr. 069 alles Belege und Originale zu Seemann 1938: 20–26, Abb. 12–18, Taf. 1, Fig. 2).

Beschreibung

Außer den vier Prämolaren von Ulm-Westtangente sind alle Funde mit der Lingual- oder Labialseite in Sediment eingebettet. Die Unterkiefer sind nur bis zur Basis des aufsteigenden Astes erhalten. Bei SMNS 44808 ist immerhin noch zu erkennen, daß der Proc. coronoideus senkrecht auf dem Corpus mandibulae steht. Bei den beiden Unterkiefern vom Fort Eselsberg liegt das For. mentale unter dem Trigonid des M_1, bei jenem von Ulm-Uniklinik unter P_4/M_1.

Zahnmorphologisch unterscheiden sich die vorliegenden Funde nur in der schwächeren Metaconidknospe des P_4 von *Mygalea magna*. Der wesentliche Unterschied zu den beiden anderen *Mygalea*-Arten besteht in den deutlich geringeren Maßen. Der Größenunterschied zwischen den beiden ersten M inf. ist im allgemeinen nicht so groß wie bei *M. magna*.

Diskussion

Von *Mygalea antiqua* (Pomel) gibt es bislang nur wenige publizierte Funde. Die detailliertesten Angaben verdanken wir Schreuder (1940), die instruktivsten Abbildungen des Gebisses Baudelot (1972, Abb. 67, 68).

Die Fauna von Viehhausen galt lange Zeit als verschollen. Schötz (1989) machte darauf aufmerksam, daß am Institut für Paläontologie der Universität Würzburg ein großer Teil der von Seemann (1938) bearbeiteten Funde vorhanden ist. Von den Talpiden fehlt nichts. Auf einem Etikett ist die Nr. 185 durchgestrichen und mit gleicher Schrift durch 279 ersetzt worden. Zwei Zähne mit der Nr. 069 sind bei Seemann nicht erwähnt. Der unbestimmte Talpidenrest (Seemann 1938: 19, Abb. 11) gehört zu einer bislang nicht bekannten *Desmanella*-Art. Einer der beiden unbestimmten Chiropterenreste (Seemann 1938: 36, Abb. 29) ist ebenfalls auf *Desmanella* zu beziehen.

Zweifel an der Zugehörigkeit der Art *jaegeri* zur rezenten Gattung *Scaptonyx* äußerten Wilson (1960: 41), Hutchison (1968: 7) und A. C. Ziegler (1971: 59). Der heute gültige Name *Mygalea jaegeri* geht auf Hutchison (1974: 221) zurück. Er designierte auch das Teilskelett mit weitgehend vollständigem Gebiß (Inv.-Nr. 280) als Lectotypus (abgebildet in SEEMANN 1938, Abb. 15, 18, 35, Taf. 1, Fig. 2).

An zahnmorphologischen Unterschieden zwischen den *Mygalea*-Arten gibt es nur die stärkere Metaconidknopse am P_4 von *M. magna* und den zweiwurzeligen P^4 von *M. jaegeri*, der bei *M. antiqua* dreiwurzelig ist. Die wesentlichen Unterschiede bestehen in den Dimensionen und in den Größenbeziehungen der Zähne zueinander. *M. magna* von Budenheim und *M. antiqua* von Sansan sind ungefähr gleich groß und beide deutlich größer als *M. jaegeri* von Viehhausen und aus der Ulmer Region. Der Vergleich der Längenwerte einiger Unterkieferzähne soll Unterschiede und Ähnlichkeiten der *Mygalea*-Arten verdeutlichen. Die Werte für *M. antiqua* sind aus SCHREUDER (1940, Tab. 1) entnommen.

	LP_4	LM_1	LM_2	$M_2{:}M_1$	$P_4{:}M_1$	$P_4{:}M_2$
Sansan	1,70	2,50	2,50	100,0	68,0	68,0
Viehhausen	1,50	2,24	2,20	98,2	67,0	68,2
	1,61	2,22	2,05	92,3	72,5	78,5
	1,83	2,24	2,20	98,2	81,7	83,2
	1,28	2,10	2,06	98,1	61,0	62,1
„Ulm“	1,59	2,16	2,16	100,0	73,6	73,6
Fort Eselsberg	ca. 1,33	1,95	1,98	101,5		
		2,08	2,09	100,5		
Ulm Uniklinik	1,56	2,05	1,97	96,1	76,1	79,2
Budenheim	2,25	2,76	2,48	89,9	81,5	90,7

Hier fällt auf, daß bei *M. magna* der M_1 deutlich größer als der M_2 und der P_4 besonders groß ist. Bei *M. antiqua* und *M. jaegeri* sind M_1 und M_2 ungefähr gleich groß, bzw. der Längenunterschied ist nur sehr gering. Die relative Länge des P_4 ist bei *M. magna* groß, bei *M. antiqua* klein und bei *M. jageri* intermediär, aber ziemlich variabel. Hinsichtlich der metrischen Verhältnisse zwischen den Zähnen scheinen zwischen *M. antiqua* und *M. jaegeri* engere Beziehungen zu bestehen als zwischen jeder dieser beiden Arten und *M. magna*. In den Diagrammen (Abb. 3) zeichnen sich aber auch Unterschiede zwischen den Formen aus Viehhausen und aus der Ulmer Gegend ab. Bei *M. jaegeri* von Viehhausen sind die P_4 meist kleiner, die M inf. dagegen größer. Wegen der insgesamt dürftigen Erhaltung der Ulmer Funde wird aber von einer spezifischen Abtrennung abgesehen.

Gattung *Mygatalpa* SCHREUDER 1940

Mygatalpa aff. *arvernensis* SCHREUDER, 1940

Taf. 3, Fig. 5

Material

Tomerdingen: SMNS 45170 Humerus dext. (Meßstrecken siehe Abb. 1)

Maße:	
1	10,6
2	1,45
5	1,65
6	4,9
7	4,45

Am vorliegenden Humerus sind Caput und Tub. majus abgebrochen. Da diese aber das Tub. minus proximal nicht überragen, ist die angegebene Länge auch die maximale. Der Kanal für die Bicepssehne ist eine offene Rinne. Das kurze, beulenförmige Tub. teres fließt proximal schräg in den Schaft. Der Pectoralkamm endet distal in einem laterad umbiegenden Pectoraltuberkel. Die gegenüber der Trochlea humeri nach proximal versetzte Fossa lig. m. flexor digitorum ist ziemlich genau nach distal gerichtet, so daß sie von cranial nicht zu sehen ist. Die Incisur zwischen Fossa und Trochlea ist bogenförmig. Insgesamt stimmt dieser Humerus mit dem von HUTCHISON (1974, Abb. 13) abgebildeten *Mygatalpa*-Humerus von Coderet bestens überein. Bei dem distalen Humerusfragment von *Paratalpa brachychir* von Tomerdingen ist der Schaft deutlich stärker und die distale Sehnengrube ist schräg, so daß sie von cranial einsehbar ist.

Vergleichsmaße stehen nicht zur Verfügung. Der bei SCHREUDER (1940, Abb. 95) abgebildete Humerus von *Mygatalpa arvernensis* von Coderet gehört zu *Paratalpa micheli* (HUTCHISON 1974: 218), so daß die bei SCHREUDER (l. c., S. 323) angegebenen Maße hier irrelevant sind. VIRET (1929, Taf. 28/12) bildet einen Humerus unter dem Artnamen *Sorex* cfr. *pusillus* ab. Nach dem beigefügten Maßstab dürfte er etwas kleiner als der vorliegende sein. Nach HUGUENEY (1927: 7) und HUTCHISON (1974: 218) gehört er zu *Mygatalpa arvernensis*. SCHLOSSER (1887, Taf. 2/45, 51, 69) bildet ebenfalls einen Humerus von *Sorex pusillus* von Weisenau ab. Fig. 69 läßt mit Vorbehalt den Schluß zu, daß dieser ebenfalls auf *Mygatalpa* zu beziehen ist. Da dieses Stück aber nicht mehr auffindbar ist (STORCH 1988: 339), läßt sich dies nicht überprüfen.

Der Humerus von Tomerdingen entspricht morphologisch den in der Literatur abgebildeten *Mygatalpa*-Humeri, scheint aber etwas größer zu sein. Die Bestimmung *Mygatalpa* aff. *arvernensis* ist aber gerechtfertigt. In den hier zu bearbeitenden Faunen ist *Mygatalpa* sonst nicht nachweisbar.

Subfamilie Talpinae FISCHER VON WALDHEIM 1817

Tribus Urotrichini DOBSON 1883

Gattung *Myxomygale* FILHOL 1890

Myxomygale minor n. sp.

Taf. 3, Fig. 6–14; Taf. 4, Fig. 1–3; Abb. 4

Holotypus: M¹ sin., Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, SMNS 44154 A1, Maße 1,74 × 1,17; Taf. 4, Fig. 2.

Locus typicus: Ulm-Westtangente.

Stratum typicum: Ulmer-Schichten, Unter-Miozän, Mittel-Agenium, MN 2a (HEIZMANN et al. 1989).

Derivatio nominis: lat. minor = kleiner. *Myxomygale minor* ist die kleinste bisher bekannte Art der Gattung.

Material (Maße siehe Tab. 2, Abb. 4)

Ulm-Westtangente: SMNS 45154, 45155

201 Einzelzähne (teilweise auf kurzen Kieferfragmenten)

Eggingen-Mittelhart 1: SMNS 44482 J17, L17

2 Einzelzähne (*Myxomygale* aff. *minor* n. sp.)

Eggingen-Mittelhart 2: SMNS 44721 AB4

M_3 dext. (?*Myxomygale* aff. *minor* n. sp.)

(Die Funde von Eggingen-Mittelhart 1+2 sind Orig. zu HOEK OSTENDE 1989: 13 ff., Taf. 1, Fig. 3–5).

Diagnose. – Sehr kleine *Myxomygale*-Art; For. ment. unter der Hinterwurzel des P_4, $M_1 < M_2$, M_1 ohne Metacristid, Crista obliqua endet labial von Mediane; Crista obliqua des M_2 endet lingual von Mediane, erreicht Metacristid nicht; linguale Conuli der M^1 und M^2 mäßig bis deutlich abgegliedert.

Beschreibung des Holotypus

Der M^1 sitzt auf einem kurzen Maxillarfragment. Am mittelgradig usierten Zahn ist das Mesostyl konfluent. Die lingualen Conuli sind deutlich abgegliedert. Die Präparaconuluscrista geht kontinuierlich in das Paracingulum über, welches in das prominente Parastyl mündet. Postmetaconuluscrista und Metacingulum sind ebenfalls konfluent und enden in der distolabialen Ecke.

Beschreibung der übrigen Reste

Es gibt nur drei kurze Unterkieferfragmente. Zwei davon zeigen das aborale For. mentale unter der Hinterwurzel des P_4, eines das orale unter der ersten bis zweiten Alveole vor P_4. Bei einem Exemplar ist vor der P_4-Alveole ein kurzes Diastema, worunter das For. mentale liegt. Möglicherweise ist dies das orale For. mentale und das aborale fehlt.

Unterkieferzähne. – Die P_4 sind von einem breiten, aber schwachen Cingulum umgeben, das mesial und distal in Basalhöckerchen endet. Die Variabilität zeigt sich in der Stärke der bei acht von zehn Exemlaren ausgebildeten Metaconidknospe, die ungefähr auf halber Höhe der Krone liegt. Die P_4 sind größer als bei *Desmanella* von Ulm-Westtangente.

Es können keine Prämolaren vor P_4 zugeordnet werden. Unter den 31 Prämolaren passender Größe gibt es neben 29 zweiwurzeligen nur zwei einwurzelige, die *Desmanella* zuzuordnen sind. Bei *Myxomygale* müssen die $P_1 - P_3$ per definitionem einwurzelig sein. Die zweiwurzeligen Prämolaren sind auch zu klein um zwei Alveolen vor P_4 bei den *Myxomygale*-Kiefern auszufüllen. Höchstens die einwurzeligen

Tab. 2. *Myxomygale minor*, Ulm-Westtangente, statistische Werte der Zähne.

Zahnposition	n	R	m	s	V
LP_4	9	1,01–1,07	1,04±0,02	0,022	2,09
BP_4	9	0,60–0,70	0,64±0,03	0,035	5,50
LM_1	16	1,31–1,47	1,38±0,03	0,057	4,12
BM_1	18	0,80–0,91	0,85±0,02	0,033	3,92
LM_2	19	1,37–1,54	1,45±0,03	0,056	3,82
BM_2	19	0,85–0,97	0,90±0,02	0,037	4,12
LM_3*	32	1,09–1,28	1,22±0,01	0,039	3,17
BM_3*	32	0,65–0,76	0,70±0,01	0,027	3,82
LP^4	13	1,19–1,35	1,27±0,03	0,049	3,89
BP^4	14	0,85–0,95	0,91±0,02	0,033	3,66
LM^1	10	1,69–1,86	1,77±0,04	0,053	2,99
BM^1	10	1,17–1,29	1,23±0,03	0,039	3,20
LM^2	16	1,28–1,50	1,40±0,03	0,063	4,47
BM^2	35	1,40–1,60	1,49±0,02	0,053	3,53

* incl. *Desmanella*

könnten hierzu gehören. Sie können aber genausogut die P_1 von *Desmanella* sein. Es ist zwar unerwartet, aber ein Faktum, daß von den 31 isolierten Prämolaren keiner zu *Myxomygale minor* gehört, obwohl diese Art häufiger vertreten ist als *Desmanella* n. sp. Möglicherweise sind die fehlenden einwurzeligen Prämolaren kleiner als die Maschenweite des Siebes, mit dem das Schlämmaterial aufbereitet wurde.

Der M_1 hat weder Meta- noch Entocristid. Die Crista obliqua endet etwas labial von der Mediane. Das Präcingulid geht in ein schwächeres, aber kontinuierliches Labialcingulum über. Das Talonid ist deutlich breiter als das Trigonid.

Der M_2 ist größer als der M_1, hat ein starkes Präcingulid, einen kleineren Trigonidwinkel, und die vordere Breite gleicht ungefähr der Talonidbreite. Die Crista obliqua endet etwas lingual von der Mediane, erreicht aber nicht das Metacristid. Meta- und Entocristid riegeln das Talonidbecken lingual tief ab.

Die M_3 erscheinen zwar morphometrisch homogen. Schon aus rein mengenmäßigen Erwägungen müssen aber einige von *Desmanella* dabei sein, die sich offensichtlich nicht abtrennen lassen. Die M_3 gleichen kleinen M_2 mit reduziertem Talonid.

Oberkieferzähne. – Der P^4 ist von einem markanten Cingulum umgeben, das lingual unter dem als Spitze ausgebildeten Innenhügel unterbrochen ist. Das Parastyl lädt simsartig aus.

Die M^1 gleichen weitgehend dem Holotypus. Die Variabilität äußert sich hier im Fehlen oder Vorhandensein eines Cingulumrudiments an der Basis des Metaconulus und in der Stärke der lingualen Conuli. Auch an nicht usierten Exemplaren ist das Mesostyl konfluent.

Die M^2 unterscheiden sich durch den glockenförmigen Umriß vom M^1. Das Paracingulum dünnt nach labial aus.

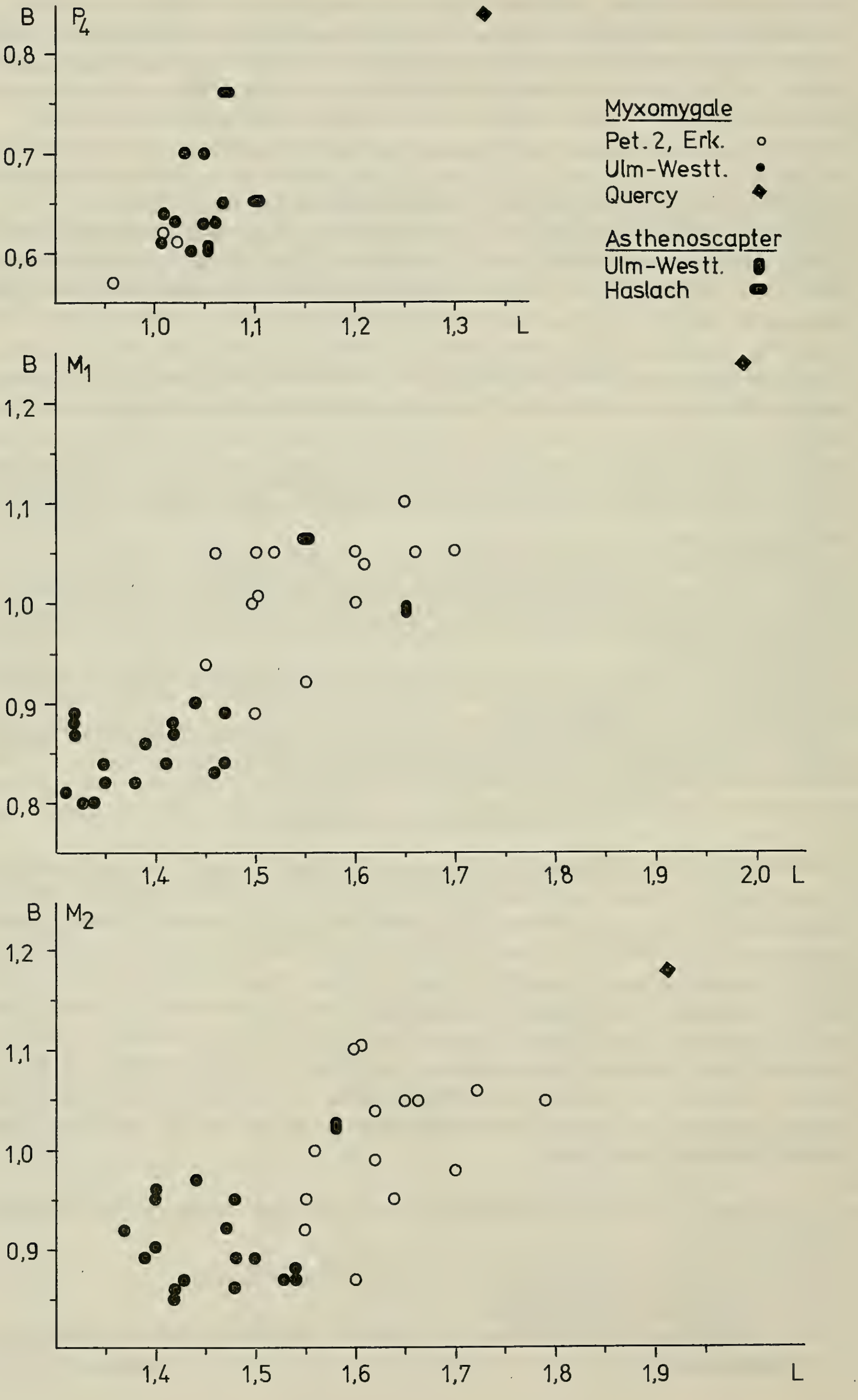
Die M^3 können nicht identifiziert werden. Die vorhandenen kleinen M^3 können hierzu, zu *Desmanella* und zu *Talpa tenuidentata* n. sp. gehören.

Differentialdiagnosen

Bislang gibt es zwei Arten von *Myxomygale*. Typusart ist *Myxomygale antiqua*. Locus typicus ist eine nicht bekannte Spalte aus den Phosphoriten des Quercy, wahrscheinlich oligozänen Alters. HUGUENEY (1972: 53 ff.) erwähnt *Myxomygale* cf. *antiqua* aus Saint-Martin-de-Castillon (Niveau von Itardies, MP 23). DOUKAS (1986: 21 ff.) beschrieb anhand von acht isolierten Zähnen *Myxomygale engesseri* aus der Fauna von Aliveri. Die reichen Talpidenfaunen von Erkertshofen 1+2 und Petersbuch 2 beinhalten einen kleinen Talpiden, den ich 1985 als *Palurotrichus hutchisoni* beschrieb. Die Gattung *Palurotrichus* hält HOEK OSTENDE (1989: 14) für ein Synonym von *Myxomygale*. An der Berechtigung der Art *hutchisoni* halte ich fest. Sie ist aber besser im Genus *Myxomygale* untergebracht, so daß der gültige Name *Myxomygale hutchisoni* lautet.

Im folgenden seien die Unterschiede von *Myxomygale minor* zu den bisherigen Arten aufgelistet.

M. minor unterscheidet sich von *M. antiqua* (Typus) durch:
- deutlich geringere Dimensionen;
- die Größenbeziehung zwischen M_1 und M_2 ($M_1<M_2$) und die schwächeren Labialcingula.


B
P4
0,8
0,7
0,6
1,0
1,1
1,2
1,3
L
Myxomygale
Pet. 2, Erk. ○
Ulm-Westt. ●
Quercy ◆
Asthenoscapter
Ulm-Westt. ●
Haslach ●
B
M1
1,2
1,1
1,0
0,9
0,8
1,4
1,5
1,6
1,7
1,8
1,9
2,0
L
B
M2
1,2
1,1
1,0
0,9
1,4
1,5
1,6
1,7
1,8
1,9
L

M. minor unterscheidet sich von M. cf. *antiqua* von Saint-Martin-de-Castillon durch:
- deutlich geringere Dimensionen;
- das viel weiter oral liegende For. mentale.

M. minor unterscheidet sich von *M. hutchisoni* durch:
- deutlich kleinere Dimensionen (außer P_4);
- das weiter oral liegende For. mentale;
- den im allgemeinen stärker gegliederten Lingualteil der M^1+M^2.

M. minor unterscheidet sich von *M. engesseri* durch:
- kleinere Dimensionen;
- das stärkere ins Parastyl mündende Paracingulum am M^1.

Da *Myxomygale minor* mit *Asthenoscapter* n. sp. 2 von Ulm-Westtangente verwechselt werden kann, sei hier auf die Unterschiede aufmerksam gemacht.

M. minor unterscheidet sich von *Asthenoscapter* n. sp. 2 durch:
- Das Ectocingulid und das vergleichsweise starke Entocingulid des P_4;
- die deutlich kleineren M_1 und M_2 und deren unter dem Protoconid gerades, nicht unterbrochenes Ectocingulid.

Diskussion

Hoek Ostende (1989: 13) wies in den Faunen von Eggingen-Mittelhart 1+2 *Myxomygale* cf. *engesseri* nach. In Egg.-Mittelhart 2 basiert die Determination auf einem kleinen M_3, der auch zur dortigen *Desmanella* gehören könnte, in Egg.-Mittelhart 1 auf zwei P_4, die metrisch besser zu *Desmanella* n. sp. passen, einem M^1 und M^2. Morphometrisch fügen sich die beiden M sup. problemlos in die Variationsbreite von *M. minor*. Der M^1 zeigt das starke Paracingulum (l. c. Taf. 12, Fig. 4), das bei *M. engesseri* unterbrochen ist (vgl. Doukas 1986, Taf. 2, Fig. 1). Die genannten Stücke können zumindest auf *M.* aff. *minor* bezogen werden.

Myxomygale hutchisoni (Ziegler 1985)

Taf. 4, Fig. 4

Material

Stubersheim 3: SMNS 45168 M^2 dext. 1,52 × 1,65

Ein M^2 dext. mit mäßig abgegegliedertem Protoconulus und besser aktzentuiertem Metaconulus ist größer als bei *Myxomygale minor* von Ulm-Westtangente. Er paßt morphometrisch gut zu dem M^2 von *Myxomygale hutchisoni* von Petersbuch 2 und kann ohne Vorbehalte auf diese Art bezogen werden.

Abb. 4. *Myxomygale* und *Asthenoscapter*, Längen-/Breiten-Diagramme für die P_4-M_2.
Petersbuch 2, Erkertshofen 1+2: *Myxomygale hutchisoni*.
Ulm-Westtangente: *Myxomygale minor, Asthenoscapter* n. sp. 2.
Quercy: *Myxomygale antiqua*, Werte aus Baudelot (1972: 115).
Haslach: *Asthenoscapter* n. sp. 1.

Gattung *Paratalpa* LAVOCAT 1951

?*Paratalpa* cf. *micheli* LAVOCAT 1951

Taf. 4, Fig. 5–12; Taf. 11, Fig. 2; Abb. 5

Material (Maße siehe Tab. 3 und Abb. 5)
Ehrenstein 4
  BSP 1971 XXV 294–318 4 Unterkiefer mit Zähnen, 2 Oberkieferfragmente mit Zähnen, 19 Einzelzähne.
Eggingen-Erdbeerhecke
  SMNS 45163 28 Einzelzähne.
Eggingen-Mittelhart 1
  Egg.-Mh1/198–210 (Coll. WANNEMACHER) 13 Einzelzähne.
  SMNS 44482 A7–A12, B7–B8, C7–C13, D7–D10, D12, E7–E11, E16–E17, F6–F18, G7–G10, H7–H9, I7–I10, I12, J7–J12, K7–K11, L7–L11, M12–M15
  78 Einzelzähne (Orig. HOEK OSTENDE 1989: 5 ff., Taf. 1/6–9, Taf. 2/1–4).
  BSP 1983 XXII 2,4, 6–10, 14–16 (Belege zu HOEK OSTENDE 1989: 5 ff.), 5, 11–12, 19–29, 477–480, 482–489, 491, 495–504, 509–510
  55 Einzelzähne, zum Teil fragmentär.
Eggingen-Mittelhart 2
  SMNS 44721 A A1–A2, A4–A7, B1–B3, B7, 10 Einzelzähne;
  SMNS 44722 E7, G10, 2 Einzelzähne (Belege zu HOEK OSTENDE 1989: 5 ff.).
  SMNS 44821 6 Einzelzähne.
Hochheim: *Paratalpa* aff. *micheli*
  SMF 87/62–64, 66–68 Humerus sin., Oberkieferfragm. dext. mit P^3–P^4, 2 Unterkieferbruchstücke mit Zähnen, P_4 sin. (Belege zu STORCH 1988: 339).

Beschreibung

Der größte Teil der Funde von Eggingen-Mittelhart 1+2 wurde bereits von HOEK OSTENDE (1989) bearbeitet. Hinzu kommen einige Zähne, die damals noch nicht ausgelesen waren, jene aus der Coll. WANNEMACHER und die Populationen von Eggingen-Erdbeerhecke und Ehrenstein 4 sowie die Funde von Hochheim aus dem Kalktertiär des Mainzer Beckens. Detaillierte Beschreibungen der Zähne gibt HOEK OSTENDE. Da sich die vorliegenden Zähne morphometrisch nicht wesentlich von jenen anderen *Paratalpa*-Arten unterscheiden, sei auch auf die Beschreibung von *Paratalpa meyeri* (S. 26 ff.) verwiesen. Es genügt an dieser Stelle eine kurze Charakteristik der Gebißreste.

Es gibt nur drei Unterkieferbruchstücke aus Ehrenstein 4 und eines aus Hochheim, die die Lage des For. mentale unter der Hinterwurzel des P_4 anzeigen. Alle anderen Unterkieferzähne sind isoliert.

Die P_4 der oberoligozänen Populationen sind meist schlanker als bei der agenischen *Paratalpa* (siehe Abb. 5). Bei den M inf. sind keine Unterschiede auszumachen.

Bei einem Maxillarfragment von Ehrenstein 4 öffnet sich das For. infraorbitale über der Mitte des M^1 und erstreckt sich ungefähr bis über die Mitte des M^2. Gegenüber *Paratalpa* von Ulm-Westtangente ist es knapp eine halbe Zahnlänge nuchad versetzt.

Bei den P^4 aus Ehrenstein 4 ist die Metacrista +/– gerade, das Parastyl prominent, ein Innenhügel ist einmal sehr schwach ausgebildet, einmal fehlt er ganz. Die beiden P^4 aus Eggingen-Erdbeerhecke haben ebenfalls ein vorstehendes Parastyl, aber eine leicht geschwungene Metacrista. Der Lingualteil ist bei beiden abgebrochen. Die P^4 aus Eggingen-Mittelhart 1+2 und Hochheim haben neben prominentem Parastyl und leicht geschwungener Metacrista einen undeutlichen, sich vom Lingualcingulum abhebenden Innenhügel. Die Stärke des Parastyl ist geringfügig variabel. Diese P^4 gleichen weitgehend dem bei HUGUENEY (1972, Abb. 21) abgebildeten P^4 von *P. micheli* von Coderet, aber auch denen von *P. meyeri* von Ulm-Westtangente.

Bei den metrisch sehr variablen M sup. zeigt sich die morphologische Variabilität in der Stärke des Metaconulus. Dieser ist bei den M^1 und M^2 von Ehrenstein 4 nur eine undeutliche Anschwellung der Postprotocrista, bei den Exemplaren von Eggingen-Erdbeerhecke und Eggingen-Mittelhart 1+2 meist stärker und besser abgegliedert.

Einen M^1 dext. von Hochheim (SMF 87/62) bestimmte STORCH (1989: 339) als *Mygatalpa arvernensis*. Beim M^1 dieser Art sollten der Lingualteil weniger spitz, die lingualen Conuli besser abgegliedert und das über den Labialrand ragende Parastyl durch ein Präcingulum mit dem Protoconulus verbunden sein. Das Metacingulum steigt zum Metastyl auf und verschmilzt mit diesem (siehe HUGUENEY 1972: 57, Abb. 22). Der vorliegende M^1 zeigt diese Merkmale nicht, er gleicht vielmehr denjenigen von Ehrenstein 4. Ich denke, daß er ebenfalls zu *Paratalpa* gehört.

Ein kleiner, schlanker Humerus von Hochheim stimmt in allen morphologischen Details und in der Grazilität mit jenem von *Paratalpa micheli* von Coderet überein. Die Maße sind:

(1) 8,3 (2) 1,4 (3) 4,2 (4) 3,65 (5) 1,5 (6) 4,3 (7) 3,8.

Vergleichsmaße von Coderet stehen nicht zur Verfügung. Aber nach dem Maßstab der abgebildeten Exemplare dürfte der Humerus von *P. micheli* nicht viel größer gewesen sein.

Diskussion

HOEK OSTENDE (1989) bestimmte die Populationen von Eggingen-Mittelhart 1+2 als *Paratalpa micheli* LAVOCAT oder *Desmanodon antiquus* ZIEGLER und synonymisierte *Teutonotalpa meyeri* HUTCHISON mit beiden. Da ihm keine Humeri vorlagen, war keine präzisere Determination möglich.

Desmanodon und *Paratalpa* sind zwei anhand der Humeri wohlunterscheidbare Formen. Die Unterschiede der Humeri rechtfertigen eine generische Trennung. *Teutonotalpa meyeri*, bislang nur durch Gebißreste belegt, wird aufgrund eines mit einem Humerus assoziierten Unterkieferfragmentes von Ulm-Westtangente eingezogen. Der Wuchsformunterschied zwischen dem Humerus von *Paratalpa micheli* von Coderet und jenem von Ulm-Westtangente wird hier als Artunterschied gewertet, *Teutonotalpa meyeri* damit zu *Paratalpa meyeri* (näheres dazu S. 30).

Die Populationen von Ehrenstein 4, Eggingen-Erdbeerhecke und Eggingen-Mittelhart 1+2 bestehen ausschließlich aus Gebißresten, die denen von *Desmanodon antiquus* aus der basalen Oberen Süßwasser-Molasse Ostbayerns, *Paratalpa meyeri*, *Paratalpa brachychir* und *Paratalpa micheli* gleichermaßen ähnlich sind. Von *Desmanodon* gibt es bislang keine präorleanischen Funde. Es ist daher höchst unwahr-

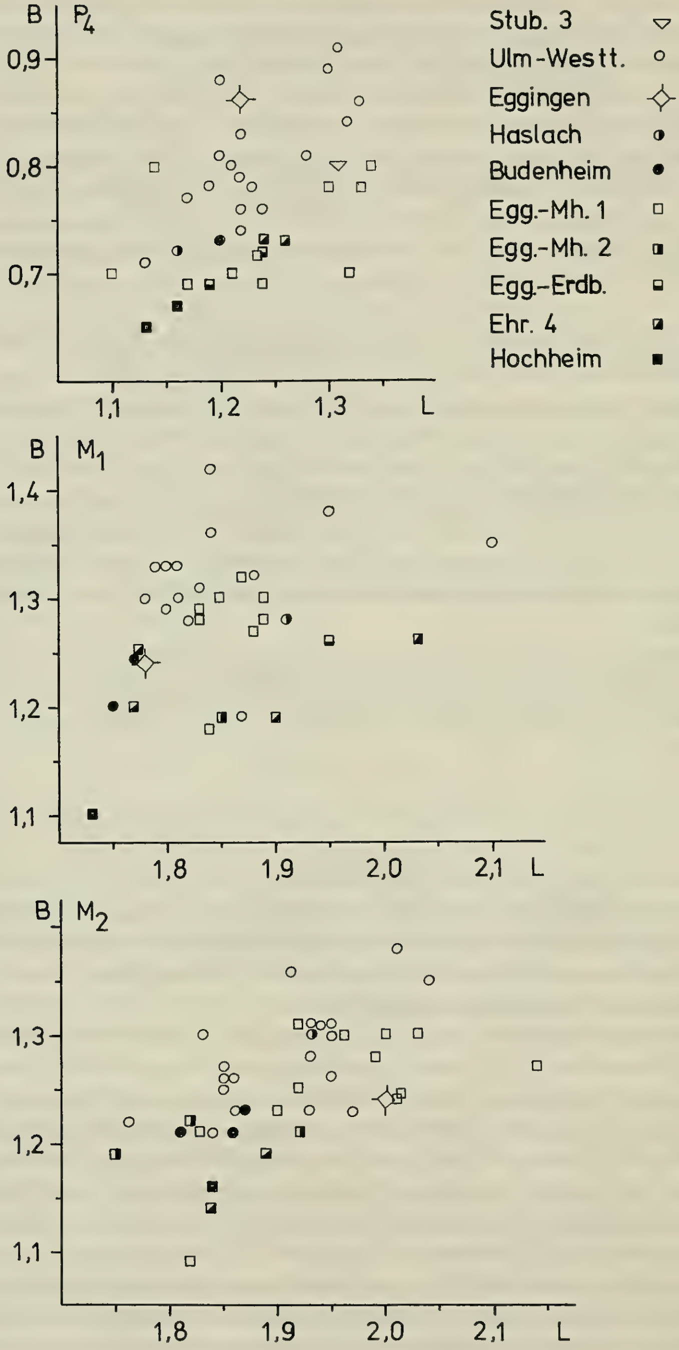


Abb. 5. *Paratalpa*, Längen-/Breiten-Diagramme für die P_4–M_2. Stubersheim 3: *Paratalpa meyeri* vel *Desmanodon antiquus.* Ulm-Westtangente, Eggingen, Haslach: *Paratalpa meyeri.* Budenheim: *Paratalpa brachychir.*

Tab. 3. ?*Paratalpa* cf. *micheli,* statistische Werte der Zähne.

Lokalität		n	R	m	s	V
Egg.-Erd.	LP_2	1		1,23		
	BP_2	1		0,58		
Egg.-Mh. 1	LP_2	11	1,01–1,44	1,20±0,07	0,103	8,62
	BP_2	11	0,52–0,65	0,57±0,03	0,039	6,71
Egg.-Erd.	LP_3	1		0,77		
	BP_3	1		0,45		
Egg.-Mh. 1	LP_3	3	0,75–0,95	0,82		
	BP_3	3	0,43–0,50	0,46		
Egg.-Erd.	LP_4	2	1,19–1,24	1,22		
	BP_4	3	0,69–0,75	0,72		
Egg.-Mh. 1	LP_4	10	1,10–1,34	1,24±0,06	0,084	6,78
	BP_4	11	0,67–0,80	0,73±0,03	0,049	6,77
Ehr. 4	LP_4	2	1,24–1,26	1,25		
	BP_4	2	0,73–0,73	0,73		
Hochh.	LP_4	2	1,13–1,16	1,15		
	BP_4	2	0,65–0,67	0,66		
Ehr. 4	LM_1-M_3	1		5,17		
Egg.-Erd.	LM_1	1		1,95		
	BM_1	1		1,26		
Egg.-Mh. 1	LM_1	8	1,79–1,89	1,84±0,03	0,032	1,71
	BM_1	9	1,18–1,32	1,28±0,03	0,042	3,28
Egg.-Mh. 2	LM_1	1		1,85		
	BM_1	1		1,19		
Ehr. 4	LM_1	4	1,77–2,03	1,87		
	BM_1	4	1,19–1,26	1,23		
Hochh.	LM_1	1		1,73		
	BM_1	1		1.10		
Egg.-Mh. 1	LM_2	12	1,82–2,14	1,96±0,06	0,089	4,56
	BM_2	12	1,09–1,31	1,25±0,04	0,060	4,83
Egg.-Mh. 2	LM_2	3	1,75–1,92	1,83		
	BM_2	3	1,19–1,22	1,21		
Ehr. 4	LM_2	2	1,84–1,89	1,87		
	BM_2	2	1,14–1,19	1,17		
Hochh.	LM_2	1		1,84		
	BM_2	1		1,16		
Egg.-Erd.	LM_3	2	1,56–1,57	1,57		
	BM_3	3	1,01–1,08	1,05		
Egg.-Mh. 1	LM_3	22	1,42–1,74	1,59±0,04	0,092	5,82
	BM_3	22	0,89–1,13	0,98±0,03	0,060	6,12
Egg.-Mh. 2	LM_3	5	1,33–1,50	1,40		
	BM_3	5	0,79–1,00	0,94		
Ehr. 4	LM_3	4	1,46–1,58	1,51		
	BM_3	4	0,87–0,96	0,94		
Hochh.	LM_3	1		1,49		
	BM_3	1		0,94		
Egg.-Erd.	LP^4	1		1,55		

Abb. 5. (Fortsetzung): Eggingen-Mittelhart 1+2, Eggingen-Erdbeerhecke, Ehrenstein 4: ?*Paratalpa* cf. *micheli.*
Hochheim: *Paratalpa* aff. *micheli.*

Lokalität		n	R	m	s	V
Egg.-Mh. 1	LP^4	5	1,49–1,66	1,55		
	BP^4	5	1,01–1,16	1,08		
Egg.-Mh. 2	LP^4	1		1,49		
	BP^4	1		1,07		
Ehr. 4	LP^4	2	1,40–1,52	1,46		
	BP^4	2	1,03–1,18	1,11		
Hochh.	LP^4	1		1,60		
	BP^4	1		1,31		
Egg.-Erd.	LM^1	1		2,02		
	BM^1	1		1,67		
Egg.-Mh. 1	LM^1	7	1,89–2,19	2,03±0,11	0,118	5,83
	BM^1	17	1,57–2.07	1,88±0,08	0,145	7,78
Egg.-Mh. 2	LM^1	1		2,14		
	BM^1	1		1,70		
Ehr. 4	LM^1	5	1,93–2,12	2,02		
	BM^1	6	1,44–1,70	1,54		
Egg.-Erd.	BM^2	1		2,12		
Egg.-Mh. 1	LM^2	9	1,56–1,98	1,82±0,09	0,123	6,74
	BM^2	11	1,72–2,11	1,99±0,08	0,114	5,72
Egg.-Mh. 2	LM^2	1		1,70		
	BM^2	1		2,02		
Ehr. 4	LM^2	1		1,76		
	BM^2	1		1,92		
Egg.-Erd.	LM^3	4	1,05–1,15	1,11		
	BM^3	4	1,64–1,70	1,67		
Egg.-Mh. 1	LM^3	9	0,94–1,07	1,00±0,04	0,048	4,76
	BM^3	9	1,50–1,61	1,56±0,03	0,035	2,22
Egg.-Mh. 2	LM^3	4	1,05–1,15	1,08		
	BM^3	4	1,56–1,77	1,68		

Hochheim: *Paratalpa* aff. *micheli*

scheinlich, daß die oberoligozänen Populationen aus der Ulmer Region *Desmanodon* repräsentieren. Ohne assoziierte Humeri läßt sich dies aber nicht beweisen. Aus rein pragmatischen Gründen und weil im Oberoligozän noch keine andere *Paratalpa*-Art als *P. micheli* nachgewiesen wurde, führe ich die Populationen von Ehrenstein 4, Eggingen-Mittelhart 1+2 und Eggingen-Erdbeerhecke als ?*Paratalpa* cf. *micheli.*

Mit gutem Gewissen lassen sich die Hochheimer Funde zumindest auf *Paratalpa* aff. *micheli* beziehen. Der mit den Gebißresten assoziierbare Humerus ist nur etwas kleiner als bei *Paratalpa micheli* von Coderet. Aufgrund des Humerus sind *Desmanodon, Paratalpa meyeri* und *Paratalpa brachychir* sicher auszuschließen.

Paratalpa brachychir (H. v. Meyer 1846)

Taf. 4, Fig. 13; Taf. 5, Fig. 1–2; Abb. 5

Material (Maße siehe Tab. 4, Abb. 5)
Tomerdingen: SMNS

44487	Unterkiefer sin. mit M$_2$–M$_3$, 2 Unterkieferfragm. ohne Zähne (Beleg zu Tobien 1939: 163, dort *Amphidozotherium* aff. *cayluxi* Fihlol).

43497 distales Humerusfragment sin., Breite des Corpus 2,0 B distal 4,9 B distal ohne Epicond. 4,25 (Beleg zu Tobien 1939: 163, dort *Talpa brachychir* v. M.).

Budenheim: SMF

87/1–3 3 Unterkiefer mit Zähnen.

Budenheim oder Heßler: SMF

87/10 Unterkiefer sin. mit M_3.

87/11–15 5 Humeri dext. (Meßstrecken siehe Abb. 1)

Maße:	11	12	13	14	15
1	8,6	9,0	9,3	–	–
2	1,8	1,6	1,7	1,7	1,75
3	4,8	4,7	5,0	–	–
4	3,9	3,7	3,95	–	–
5	1,75	1,65	1,9	1,6	1,85
6	4,9	4,8	5,3	–	5,0
7	4,1	4,3	4,4	–	4,35

(Belege zu Storch 1988: 342–343).

Beschreibung

Unterkiefer. – Das vollständigste Stück ist ein Corpus mandibulae mit P_2–M_3 (SMF 87/1) von Budenheim. Die Forr. mentalia liegen unter der Hinterwurzel des P_2 und unter der Mitte des P_4. Bei SMF 87/2 liegt das For. ment. unter dem Trigonid des M_1. Alle Gebißreste von Budenheim und Tomerdingen passen morphometrisch zu *Paratalpa meyeri* von Eggingen und Ulm-Westtangente. Eine Beschreibung erübrigt sich daher.

Humeri. – Von Budenheim oder Heßler liegen fünf schlanke Humeri, drei davon vollständig, vor. Das Tuberculum teres ist als kurze, proximal wie distal vom Corpus abgesetzte Kante ausgebildet. Dessen Medialkante verläuft +/– parallel zur Längsachse des Schaftes. Diese Form des Tub. teres ist der einzige erwähnenswerte Unterschied zum Humerus von *Paratalpa micheli* von Coderet. Bei diesem fließt das Tub. teres proximal schräg in den Schaft ein. Das distale Humerusfragment von Tomerdingen paßt gut zu den oben erwähnten Stücken. Der Humerus von *Paratalpa meyeri* von Ulm-Westtangente ist größer und gedrungener.

Diskussion

Die Art *Talpa brachychir* basiert auf drei kleinen Humeri aus Weisenau. Schlosser (1887: 131 f., Taf. 3/50, 52, 57; Taf. 5/11, 12) bildet einen Humerus und ein zahnloses Unterkieferfragment von Weisenau ab und stellt einen Humerus und einen Unterkiefer von Haslach ebenfalls zu dieser Art. Hugueney (1972: 42) zweifelt die Zuordnung der Haslacher Funde zu *Talpa brachychir* an. Hutchison (1974: 225) bezog den Unterkiefer von Haslach auf die Gattung *Asthenoscapter* und brachte die Art *brachychir* aufgrund des Humerus mit Vorbehalt in die Gattung *Paratalpa* ein. Storch (1988: 340 f., Abb. 1) designierte einen Lectotypus aus der Weisenauer Fauna und bildete ihn als ?*Paratalpa brachychir* ab. Fünf morphometrisch dem Weisenauer Exemplar recht ähnliche Humeri von Budenheim oder Heßler ordnete er dieser Art zu. Einige Unterkiefer von Budenheim und/oder Heßler bestimmte er als *Paratalpa* sp., hält es aber für möglich, daß sie zu den Humeri von ?*Paratalpa brachychir* gehören. Die Humeri von *Paratalpa micheli* von Coderet und jene aus Weisenau und Budenheim/Heßler können ohne weiteres einer Gattung angehören. Die abweichende Form des Tuberculum teres bei letzteren ist lediglich als Artunterschied zu werten. Für die Humeri von Weisenau und Budenheim/Heßler halte ich den Artnamen *Paratalpa brachychir* ohne Einschränkung für angebracht. Ob die Gebißreste dazu gehören, läßt sich anhand des verfügbaren Materials nicht mit Gewißheit sagen. Sie liegen in der morphometrischen Variationsbreite von *Paratalpa meyeri.* Es ist aber unwahrscheinlich, daß in einer Fauna eine Art ausschließlich durch Humeri, die andere nur durch Kiefer belegt ist und daß beide der gleichen Gattung angehören. Es ist eher wahrscheinlich, daß *Paratalpa* ein Genus ist, dessen Arten sich nur am Humerus, nicht aber an den Gebißresten unterscheiden lassen. Die unterschiedliche Form des Humerus spiegelt dabei die differenzierte Anpassung an die grabende Lebensweise wider. Die Unterkiefer von Budenheim/Heßler können mit Vorbehalt als *Paratalpa brachychir* bestimmt werden.

Das distale Humerusfragment von Tomerdingen, von Tobien (1939) als *Talpa brachychir* bestimmt, gleicht morphometrisch den Exemplaren aus dem Kalktertiär des Mainzer Beckens und repräsentiert ebenfalls *Paratalpa brachychir.* Die fünf Unterkieferfragmente, die Tobien (1939: 163) mit Vorbehalt als *Amphidozotherium* aff. *cayluxi* determinierte, gehören zwei verschiedenen Taxa an. Drei etwa gleich starke Exemplare, eines davon mit M_2-Talonid und M_3, passen gut zu *Paratalpa meyeri* von Ulm-Westtangente und zu *Paratalpa brachychir* von Budenheim/Heßler. Sie werden mit dem Humerusfragment assoziiert und als *Paratalpa brachychir* bestimmt.

Solange keine Humeri von *Paratalpa brachychir* mit Gebißresten im Verband gefunden werden, bleibt die Zuordnung von Kieferresten immer mehr oder weniger willkürlich. Bis dahin dürfte man nicht all zu falsch liegen, wenn man bei der Bestimmung den Humerus mehr gewichtet und die Gebißreste zuordnet.

Paratalpa meyeri (Schlosser 1887)

Taf. 5, Fig. 3–5; Taf. 6, Fig. 1–9; Abb. 5

v 1859 *Oxygomphius simplicidens.* – H. v. Meyer, N. Jb. Min. etc., S. 173.
v 1887 *Talpa meyeri* n. sp. – Schlosser, M., Die Affen, Lemuren, Chiropteren . . ., S. 132 f., Taf. 3/43, 48, 49, 56.
v 1974 *Teutonotalpa meyeri* (Schlosser, 1887). – Hutchison, J.-H., Notes on type specimens . . ., S. 233 ff., Abb. 23, Taf. 39/2.

Material (Maße siehe Tab. 4, Abb. 5)

Ulm-Westtangente: SMNS

44524–44534, 44671, 44810, 44815–44816, 45159–45161, 45164–45165, 45171, 45363
18 Unterkiefer mit Zähnen, 2 Oberkieferfragm. mit Zähnen (alle in Sediment eingebettet), 97 Einzelzähne, z. T. auf kurzen Kieferfragm., ein Teil der 30 Humerusbruchstücke; 44810 ist ein Teilskelett mit Humerus, Radius und Unterkiefer in Sediment eingebettet.

Ulm-Westt.: Coll. Wannemacher

UW 4 Unterkiefer sin. mit P_2, P_4–M_3.

Ulm-Westtangente-Brückenpfeiler: SMNS

44818 Unterkiefer sin. mit M_1–M_3, M^2 sin.

Haslach: SMNS

3958 Unterkiefer dext. mit P_2–M_1, labial in Sediment eingebettet.

Vergleichsmaterial:

Eggingen (= Eckingen): BSP 1881 IX

524 Sedimentblock mit Unterkiefer sin. mit P_3–M_3, Oberkiefer sin. mit P^3–M^2, dext mit P^3–P^4, Lectotypus (Orig. Schlosser, 1887, Taf. 3/43, 56; Hutchison 1974: 233 ff., Abb. 23, Taf. 39/2).

Haslach: SMNS (Coll. GUTEKUNST)

3959	Unterkiefer dext. mit P_2-Fragm.-M_3, labial in Sediment eingebettet (Beleg zu H.v. MEYER, 1859: 173; Orig. zu SCHLOSSER 1887, Taf. 3/48, 49, invers abgebildet).

Beschreibung

Die meisten Kiefer dieser Art von Ulm-Westtangente sind mit einer Seite in Sediment eingebettet. Ein Unterkieferbruchstück mit M_2-M_3 liegt zusammen mit Humerus, Radius und nicht identifizierbaren Knochenfragmenten, die alle von einem Individuum stammen, in der Matrix.

Unterkiefer. – Meist ist nur das Corpus mandibulae erhalten. Einige zeigen den senkrecht zum Corpus stehenden Ramus ascendens. Der walzenförmige Gelenkfortsatz liegt deutlich über dem Niveau der Zahnreihe. Die Linea mylohyoidea zieht in Richtung Proc. condylaris, dünnt aber vor dessen Erreichen aus. In deren Mitte liegt unmittelbar darunter das For. mandibulae. Das orale For. mentale liegt unter P_2/P_3, das aborale unter dem Trigonid bis Mitte des M_1. Einmal ist ein drittes unter P_4/M_1 ausgebildet. Zwei vollständige Unterkiefer geben Aufschluß über die mandibulare Zahnformel. Vor dem P_4 kommen der einwurzelige P_3, der stets zweiwurzelige P_2, davor zwei einwurzelige, nach den Alveolen gleich große incisiviforme Zähne. Der erste ist schräg eingepflanzt, der zweite +/− senkrecht, wie die übrigen Zähne. Falls die beiden vordersten Zähne Incisivi sind, lautet die mandibulare Zahnformel 2 0 3 3.

Unterkieferzähne. – Der zweite incisiviforme Zahn (?I_3/C inf.) ist einmal in situ überliefert. Die Krone ist labial konvex, lingual plan, hat einen mesialen Grat und ein distales Basalhöckerchen.

Der stets zweiwurzelige P_2 hat einen mesialen und einen distalen Grat. Die hintere Zahnhäfte ist von einem schwachen Cingulum umgeben.

Der deutlich kleinere, rundliche P_3 hat stets eine Wurzel, die bei einigen Exemplaren gefurcht sein kann. Er ist von einem schwachen Cingulum umgeben.

Der P_4 hat einen steil abfallenden mesialen Grat und ein kleines Talonid. Das schwache Cingulum kann lingual unterbrochen sein.

Bei den M inf. fällt die Crista obliqua zur Trigonidrückwand ab und endet abrupt vor dieser, etwas labial von der Mediane. Ein Metastylid fehlt immer, das Entocristid ist länglich und fällt ebenfalls ab. Am M_1 ist das Trigonid kürzer als das Talonid. Der Trigonidwinkel ist bei allen M inf. gleichermaßen klein. M_2 und M_3 haben im Vergleich zum M_1 ein starkes Präcingulid. Das Ectocingulid ist nur zwischen Proto- und Hypoconid ausgebildet. Das Längenverhältnis zwischen den beiden ersten M inf. ist variabel. Möglich sind: $M_1 = M_2$, $M_1 < M_2$, $M_1 > M_2$. Der Längenunterschied übersteigt aber nur selten 0,05 mm.

Oberkiefer. – Bei einem Maxillarfragment (SMNS 44671) sind der einwurzelige P^1, die zweiwurzeligen P^2 und P^3 und P^4-M^3 vorhanden. Bei einem weiteren (SMNS 44816) sind vor dem P^4 vier bis fünf Alveolen zählbar, davor folgt der zweiwurzelige C sup. Der Platz zwischen C sup. und P^4 ist wegen der Stauchung des Oberkiefers kleiner als die Länge von P^1-P^3 bei obigem Exemplar. Vor dem Canin ist Platz für mindestens zwei Incisivi. Als maxillare Zahnformel ergibt sich daher: ?2 1 4 3. Das große For. lacrimale liegt über dem M^1 und nimmt fast dessen volle Länge ein. Der Orbitavorderrand reicht ungefähr bis über die Mitte des M^2.

Oberkieferzähne. – Der Canin hat zwei starke Wurzeln, die basal beschädigte Krone einen distalen Grat.

Der einwurzelige, stiftförmgie P^1 hat einen schwachen distalen Grat. Die zweiwurzeligen P^2 und P^3 nehmen gegenüber dem P^1 an Länge zu. Die drei ersten P sup. haben keine Cingula.

Der P^4 hat ein vorspringendes Parastyl, einen unscheinbaren Innenhügel, einen voluminösen Haupthügel und eine leicht geschwungene Metacrista. Das Ectocingulum ist breit, aber schwach, das Postcingulum markant.

Die M sup. haben ein tief gespaltenes Mesostyl und sind insgesamt plump gebaut. Der Metaconulus ist deutlich abgesetzt und stärker als der Protoconulus, der beim M^3 gänzlich fehlt. Der M^1 hat ein prominentes Parastyl und ein markantes Postcingulum, der M^2 ein schwaches.

Postcraniale Knochen. – Ein in Sediment eingebettetes, stark verdrücktes Teilskelett mit Unterkiefer, Humerus und Radius (SMNS 44810) ist von besonderer Bedeutung, da die sichere Assoziation von Gebiß und Humerus Aufschluß über die Gattungszugehörigkeit der Art *meyeri* gibt. Der mit der Caudalseite eingebettete Humerus ist oberflächlich stark beschädigt. Entscheidend sind aber Größe und Wuchsform. Er ist relativ schlank. Das Tuberculum teres ist zwar nicht vollständig, es muß aber kürzer als 2 mm gewesen sein. Der Pectoralkamm ist zum Teil abgeschliffen, das Pectoraltuberkel stumpf. Dieser Humerus entspricht in den überprüfbaren Merkmalen und in den Proportionen jenem von *Paratalpa.*

Nur einige der 30 isolierten Humerusfragmente lassen sich aufgrund der Übereinstimmung mit dem in-situ-Exemplar zuordnen. Meist ist nur die distale Hälfte vorhanden. Einige zeigen das beulenförmige, kurze Tuberculum teres. Die meisten gehören zu *Talpa tenuidentata.* Eine quantitative Zuordnung der Stücke ist erhaltungsbedingt nicht möglich.

Der Radius zeigt bei den meisten Talpiden außer der Wuchsform keine der Artunterscheidung dienlichen Merkmale. Der vorliegende ist schlank.

Diskussion

Die von SCHLOSSER (1887: 132–134) beschriebene *Talpa meyeri* ist eine inhomogene Gruppierung von mittelgroßen Talpiden von Eggingen, Haslach, vom Eselsberg und von Weisenau. Sie umfaßt die bis dato gültigen Arten *Hugueneya primitiva* (SCHLOSSER 1887, Taf. 3/44, 51; Taf. 4/3), *Asthenoscapter* sp. (l. c., Taf. 3/59) und *Teutonotalpa meyeri* (l. c., Taf. 3/48, 49, 53, 56). Die übrigen von SCHLOSSER (l. c., Taf. 3/35, 37, 41; Taf. 4/19) als *Talpa meyeri* determinierten Stücke sind nicht mehr auffindbar. Die Gattung *Teutonotalpa* geht auf HUTCHISON (1974: 233 ff., Abb. 23, Taf. 39/2) zurück. Typusart und einzige Spezies ist die ausschließlich durch Gebißreste belegte *Teutonotalpa meyeri.* Der von HUTCHISON designierte Lectotypus stammt aus Eggingen. HUTCHISON beschreibt diese Art ausführlich, erwähnt aber *Paratalpa micheli* mit keinem Wort, eine Art, die auf LAVOCAT (1951: 31 f.) zurückgeht. Den Humerus dieser Form von der Typuslokalität Cournon bilden BRUNET et al. (1981, Abb. 19) ab. Wesentlich zahlreicher ist *Paratalpa micheli* in der Fauna von Coderet (HUGUENEY 1972: 25 ff.). Zwei vollständige Humeri dieser Art von Coderet bilden ENGESSER (1980, Abb. 59c) und BRUNET et al. (1981, Abb. 18) ab.

Tab. 4. *Paratalpa* ssp., miozäne Arten, statistische Werte der Zähne.

Lokalität		n	R	m	s	V
Eggingen	LM$_1$–M$_3$	1		5,50		
Haslach	LM$_1$–M$_3$	1		5,20		
Ulm-Westt.	LM$_1$–M$_3$	10	5,17–5,80	5,32±0,14	0,200	3,75
Budenheim	LM$_1$–M$_3$	1		4,95		
Ulm-Westt.	LP$_2$	7	1,14–1,22	1,17±0,03	0,031	2,65
	BP$_2$	7	0,56–0,63	0,59±0,04	0,038	6,46
Budenheim	LP$_2$	1		1,20		
	BP$_2$	1		0,73		
Eggingen	LP$_3$	1		0,69		
Haslach	LP$_3$	1		0,74		
	BP$_3$	1		0,44		
Ulm-Westt.	LP$_3$	6	0,68–0,82	0,74±0,05	0,045	6,35
	BP$_3$	5	0,39–0,52	0,47±0,06	0,048	10,18
Budenheim	LP$_3$	1		0,68		
	BP$_3$	1		0,49		
Eggingen	LP$_4$	1		1,28		
	BP$_4$	1		0,86		
Haslach	LP$_4$	1		1,16		
	BP$_4$	1		0,72		
Ulm-Westt.	LP$_4$	18	1,13–1,33	1,23±0,03	0,059	4,83
	BP$_4$	19	0,71–0,91	0,81±0,03	0,052	6,51
Budenheim	LP$_4$	1		1,20		
	BP$_4$	1		0,73		
Eggingen	LM$_1$	1		1,78		
	BM$_1$	1		1,24		
Haslach	LM$_1$	1		1,91		
	BM$_1$	1		1,28		
Ulm-Westt.	LM$_1$	15	1,77–2,10	1,85±0,05	0,084	4,55
	BM$_1$	15	1,19–1,42	1,32±0,03	0,051	3,88
Budenheim	LM$_1$	2	1,75–1,78	1,77		
	BM$_1$	2	1,20–1,24	1,22		
Eggingen	LM$_2$	1		2,00		
	BM$_2$	1		1,24		
Haslach	LM$_2$	1		1,93		
	BM$_2$	1		1,30		
Ulm-Westt.	LM$_2$	20	1,76–2,04	1,91±0,03	0,070	3,67
	BM$_2$	20	1,21–1,38	1,28±0,02	0,048	3,72
Budenheim	LM$_2$	3	1,81–1,87	1,85		
	BM$_2$	3	1,21–1,23	1,22		
Tomerdingen	BM$_2$	1		1,21		
Eggingen	LM$_3$	1		1,48		
	BM$_3$	1		0,94		
Haslach	LM$_3$	1		1,51		
	BM$_3$	1		1,05		
Ulm-Westt.	LM$_3$	18	1,42–1,59	1,49±0,02	0,037	2,50
	BM$_3$	18	0,88–1,05	1,00±0,02	0,042	4,16
Budenheim/ Heßler	LM$_3$	2	1,38–1,42	1,40		
	BM$_3$	2	0,91–0,92	0,92		
Tomderingen	LM$_3$	1		1,45		
	BM$_3$	1		1,05		

Lokalität		n	R	m	s	V
Eggingen	LP^4	1		1,46		
	BP^4	1		1,23		
Ulm-Westt.	LP^4	5	1,41–1,71	1,62		
	BP^4	3	1,23–1,39	1,30		
Eggingen	LM^1	1		2,23		
	BM^1	1		1,90		
Ulm-Westt.	LM^1	10	1,83–2,42	2,13±0,15	0,213	10,0
	BM^1	10	1,61–1,89	1,74±0,07	0,097	5,56
Eggingen	LM^2	1		ca. 1,56		
	BM^2	1		2,08		
Ulm-Westt.	LM^2	7	1,61–1,94	1,77±0,15	0,167	9,48
	BM^2	6	1,72–2,21	1,98±0,18	0,167	8,46

Eggingen	*Paratalpa meyeri,* Lectotypus
Haslach	*Paratalpa meyeri*
Ulm-Westt.	*Paratalpa meyeri*
Budenheim/Heßler	*Paratalpa brachychir*
Tomerdingen	*Paratalpa brachychir*

Zwischen *Paratalpa micheli* und *Teutonotalpa meyeri* gibt es keine odontologischen Unterschiede, die eine generische Trennung rechtfertigen. Hutchison hätte die Art *meyeri* mühelos im Genus *Paratalpa* unterbringen können. Daß aber in den Gebißresten sehr ähnliche Formen verschiedenen Gattungen angehören können, zeigt *Desmanodon.* Engesser (1980: 115 ff.) machte dieses Genus mit den Arten *D. minor* und *D. major* aus dem türkischen Miozän bekannt. Mit *Desmanodon meuleni* von Aliveri (Doukas 1986) und *Desmanodon antiquus* von Rauscheröd, Rembach, Forsthart und Puttenhausen in Südostbayern (Ziegler 1985, Ziegler & Fahlbusch 1986) ist diese Gattung auch außerhalb der Türkei sicher nachgewiesen. *Desmanodon* hat einen sehr spezialisierten Humerus mit auffallend langer Tereskante, weshalb an der Berechtigung dieses Genus keinerlei Zweifel angebracht sind. *Paratalpa* und *Desmanodon* sind anhand isolierter Zähne schwer, mittels des Humerus leicht unterscheidbar.

Die Frage der generischen Zugehörigkeit der Art *meyeri* ist nur durch Funde assoziierter Humeri und Gebißreste befriedigend zu klären. Diese Anforderung erfüllt die Fauna von Ulm-Westtangente durch das Teilskelett SMNS 44810. Der Humerus ist auf keinen Fall mit *Desmanodon* in Verbindung zu bringen. Unter Berücksichtigung der leichten Verdrückung bleibt er etwas robuster und insgesamt auch größer als bei *Paratalpa.* Ich halte es dennoch für gerechtfertigt, die Art *meyeri* dem Genus *Paratalpa* einzuverleiben. Die Gattung *Teutonotalpa* Hutchison 1974 ist somit ein jüngeres Synonym der Gattung *Paratalpa* Lavocat 1951. Die Art *Teutonotalpa meyeri* (Schlosser 1887) kann aber kein jüngeres Synonym von *Paratalpa micheli* Lavocat 1951 sein, wie Hoek Ostende (1989: 11) meint. Wenn er von der Identität beider Taxa überzeugt ist, dann muß er die Formen von Eggingen, Cournon und Coderet *Paratalpa meyeri* (Schlosser 1887) nennen. Aufgrund des assoziierten

Fundes von Ulm-Westtangente halte ich aber eine spezifische Trennung der oligozänen französischen Funde von den agenischen aus der Ulmer Region für notwendig. Der gültige Name für letztere ist *Paratalpa meyeri.*

Paratalpa meyeri (Schlosser 1887) vel *Desmanodon antiquus* Ziegler (1985)

Taf. 6, Fig. 10–12; Abb. 5

Material

Stubersheim 3: BSP 1980 XXXII			
	233	M_2 sin.	2,05 × ca. 1,15
	228	P^4 dext.	1,56 × 1,12
	229	M^1 sin.	2,21 × 1,82
	230	M^3 dext.	1,28 × 1,85
Stubersheim 3: SMNS			
45166	1	M_3 dext.	1,46 × 0,93
	2	M^2 sin.	ca. 1,90 × 2,09
	3	M^3 sin.	ca. 1,11 × 1,76
Stubersheim 3: SMNS (Coll. Bracher)			
45167	1	P_4 dext.	1,31 × 0,80
	2	M_3 sin.	1,57 × 1,02

In der insgesamt nur 14 Zähne umfassenden Talpidenfauna von Stubersheim 3 gibt es neun Zähne, die morphometrisch *Paratalpa meyeri* von Ulm-Westtangente und *Desmanodon antiquus* aus der basalen OSM Niederbayerns gleichermaßen gleichen. Bei den OSM-Funden ist die Zugehörigkeit zu *Desmanodon* aufgrund der Humeri unbestritten. In der Stubersheimer Talpidenfauna gibt es mit *Myxomygale hutchisoni* und *Desmanella* aff. *engesseri* Arten, die bisher frühestens im stratigraphischen Niveau von Petersbuch 2 (MN 4a) anzutreffen sind. Bei den Soriciden und Erinaceiden kommen in Stubersheim 3 bereits Immigranten vor, die in der Fauna von Petersbuch 2 dann gehäuft auftreten (Ziegler 1989, 1990). Man kann also *Desmanodon* als frühen Immigranten der Stubersheimer Talpidenfauna nicht ausschließen. Die vorliegenden Zähne können daher in Ermangelung zugehöriger Humeri nur als *Paratalpa meyeri* vel *Desmanodon antiquus* bestimmt werden.

Tribus Talpini Fischer von Waldheim 1817

Gattung *Geotrypus* Pomel 1848

Geotrypus ehrensteinensis n. sp.

Taf. 7, Fig. 1–3; Abb. 6

Holotypus: Corpus mandibulae dext. mit P_1–M_2, davor 3 Alveolen und M_3-Alveole; Bayer. Staatslg. Paläont. hist. Geol., BSP 1971 XXV 281, Taf. 7, Fig. 1.

Maße: LP_1–M_3-Alveole 11,1 LP_3–M_3-Alveole 9,85 LP_4–M_3 8,8
LP_1–P_4-Alveole 4,1 LM_1–M_3-Alveole 7,15
H. u. M_1 (lingual) 2,75 P_1 1,31 × 0,80 P_2 0,65 × 0,43
P_3 1,24 × 0,67 P_4 1,64 × 0,86 M_1 2,50 × 1,48 M_2 2,58 × 1,45

Locus typicus: Ehrenstein 4, Spaltenfüllung in einem Steinbruch der Firma „Ulmer Weißkalkwerke K. Mühlen & Co.", Blatt 7525 Ulm NW, r 3568280 h 5365680 (Dienemann 1987: 131).

Alter: Oberes Oligozän, Niveau von Coderet, MP 30.
Derivatio nominis: Nach der Fundstelle Ehrenstein.
Material (Maße siehe Tab. 5, Abb. 6)
Ehrenstein 4: BSP 1971 XXV 281–293
Unterkiefer dext., 2 Oberkieferfragm. mit Zähnen, 10 Einzelzähne.

Vergleichsmaterial: *Geotrypus* sp.
Eggingen-Mittelhart 1
SMNS 44482 D1, F1, K1–K2, L1, M1–M2, N1 8 Einzelzähne (Orig. Hoek Ostende 1989: 14 f., Taf. 4/1–4).
Egg.-Mh 1/191–192 (Coll. Wannemacher) P^4 sin., M^2 sin.

Diagnose. – Große *Geotrypus*-Art; Zahnformel mand. 2143, max. 2143, P inf. zweiwurzelig, schneidend, stehen in Kulisse. M_1 mit sehr schwachem, M_2 mit schwachem Präcingulid. For. ment. unter Hinterwurzel des P_1 und unter Mitte M_1. P^1–P^3 zweiwurzelig, schneidend, vor und hinter P^1 kurzes Diastema. M sup: Mesostyl gespalten, Postprotocrista mündet am M^1 in Metacingulum, endet an M^2 und M^3 vor Metaconus.

Beschreibung des Holotypus

Vom Unterkiefer sind das Corpus mandibulae und die Basis des fast senkrecht dazu stehenden Ramus ascendens erhalten. Das Corpus ist durch die Konkavität auf der Labialseite des Rostralteiles leicht geschwungen. Das For. mandibulae liegt unmittelbar unter der Linea mylohyoidea, ziemlich weit hinten, die Forr. mentalia unter der Hinterwurzel des P_1 und unter der Mitte des M_1. Die Symphyse reicht bis unter die Hinterwurzel des P_1. Vor dem P_1 sind drei ungefähr gleich große, breite Alveolen für drei incisiviforme Zähne, wahrscheinlich I_2, I_3 und C inf.

P inf. – Alle vier P inf. sind zweiwurzelig. Der P_1 ist caniniform, etwa so hoch wie der P_4 und hat nur ein distolabiales Cingulumrudiment.

P_2 bis P_4 nehmen rasch an Größe zu. Der P_2 steht fast quer zur Längsachse, der P_3 nur leicht schräg, der P_4 nahezu normal. Der schneidende Habitus und die Größe des Talonids nehmen von P_2–P_4 zu. Lingual sind schwache Cingula, labial keine.

M inf. – Die Crista obliqua fällt ab und endet labial von der Mediane an der Basis der Trigonidrückwand. Am M_1 ist ein sehr dünnes, am M_2 ein schwaches Präcingulid ausgebildet. Der Trigonidwinkel ist am M_2 etwas kleiner als am M_1. Das Paralophid ist bei den beiden M inf. nicht gekerbt.

Beschreibung der übrigen Reste

Unterkieferzähne. – Die beiden isolierten M_1 und M_2 bringen keine zusätzliche Information. Beim M_2 sin. von *Geotrypus* von Eggingen-Mittelhart 1 ist das Präcingulid stärker. Beim dortigen M_3 ist das Talonid reduziert, die Crista obliqua endet weiter lingual, das Präcingulid ist so stark wie am M_2.

Oberkiefer. – In Ehrenstein 4 gibt es ein Maxillarfragment dext. mit I^1, C sup. und P^1–P^3 sowie ein Maxillarfragment sin. mit P^3–M^2. Daraus ergibt sich die maxillare Zahnformel 2 1 4 3. Der P^1 ist durch zwei kleine Diastemata vom Canin und vom P^2 getrennt. Die übrigen Zähne stehen dicht hintereinander. Das For. infraorbitale öffnete sich über der Vorderwurzel des M^1.

Alle Zähne in situ sind oberflächlich angelöst. Der I^1 ist meißelförmig. C sup. bis P^3 haben primär keine Cingula und sind zweiwurzelig. Die ersten drei P sup. sind durch einen distalen Grat schneidend.

Der P^4 hat eine lingualkonkave Metacrista. Das mäßig prominente Parastyl ist durch ein dünnes Präcingulum mit dem kleinen Innenhügel verbunden. Das Postcingulum ist stark. Beim P^4 aus dem Maxillarfragm. (Nr. 284) ist das Parastyl etwas stärker als beim isolierten P^4.

Allen M sup. gemein ist der spitze Protoconus. Der M^1 hat ein vorspringendes Parastyl und bei mittelgradiger Usur ein konfluentes Mesostyl. Die Präprotocrista endet vor dem Paraconus. Die Postprotocrista mündet in das Metacingulum, welches rasch ausdünnt. Bei den M^2 ist am Ende der Postprotocrista, an der Basis des Metaconus ein kleiner Metaconulus. Die M^2 und M^3 haben ein tief gespaltenes Mesostyl.

Die M sup. von *Geotrypus* von Eggingen-Mittelhart 1 zeigen keine morphologischen Abweichungen zu obigen. Sie sind aber stark usiert und zum Teil fragmentär.

Postcraniale Knochen können nicht zugeordnet werden.

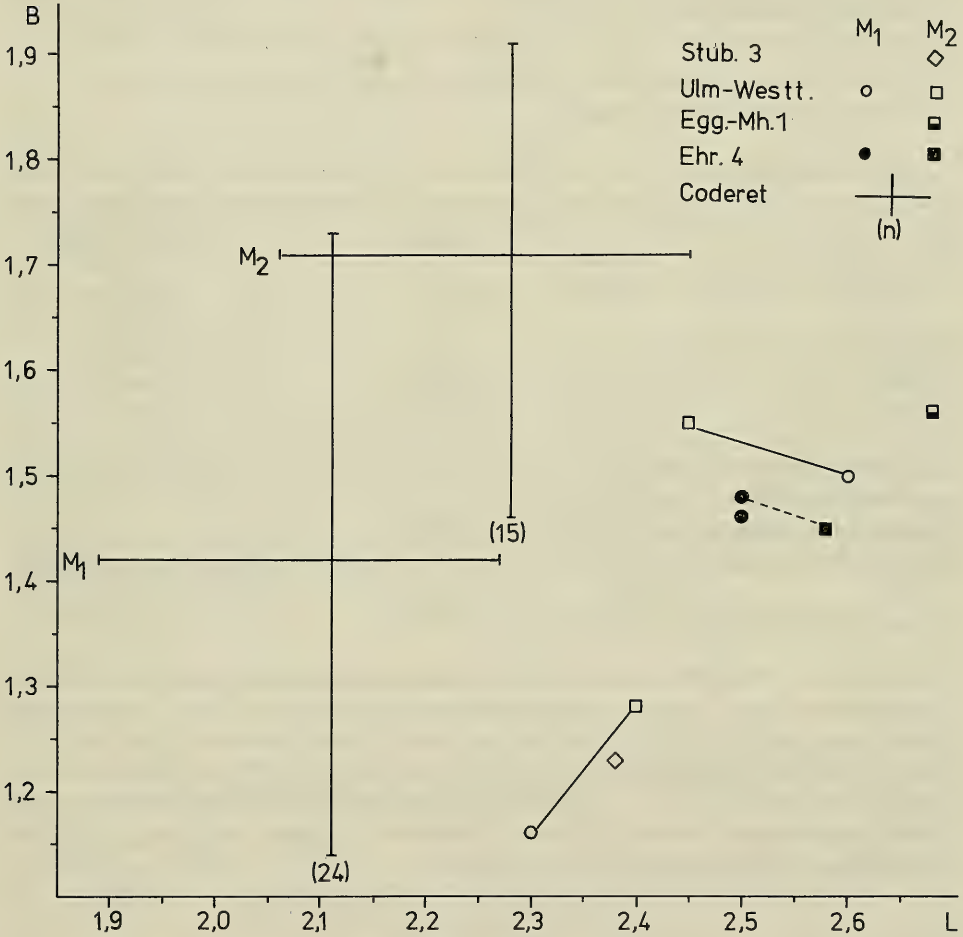


Abb. 6. *Geotrypus*, Längen-Breiten-Diagramm für die M_1 und M_2.
Stubersheim 3: *Geotrypus* sp. 1.
Ulm-Westtangente: *Geotrypus montisasini.*
Ehrenstein 4: *Geotrypus ehrensteinensis.*
Eggingen-Mittelhart 1: *Geotrypus* sp. 2.
Coderet: *Geotrypus* cf. *jungi*, nach Werten aus HUGUENEY (1970: 60).

Differentialdiagnosen

Derzeit gibt es drei gültige Arten von *Geotrypus: Geotrypus antiquus* (Pomel) 1848, *Geotrypus jungi* Lavocat 1951 und *Geotrypus arambourgi* Lavocat 1951. *G. antiquus* und *G. arambourgi* sind nur von der Typuslokalität Chauffours bzw. Cournon bekannt und sehr spärlich belegt. *Geotrypus* cf. *jungi* ist in der Fauna von Coderet zahlreich vertreten. Nach Hugueney (1972: 68) ist er etwas größer, der P_3 niedriger als bei *G. jungi* von der Typuslokaliät Cournon.

G. ehrensteinensis unterscheidet sich von *G. antiquus* durch:
- größere Dimensionen;
- die Kulissenstellung der P inf.;
- das fehlende distale Basalhöckerchen am P_1.

G. ehrensteinensis unterscheidet sich von *G. arambourgi* durch:
- die mehr schneidenden P sup.;
- die mehr dreieckigen M sup. und deren schwächeren Paraconus.

G. ehrensteinensis unterscheidet sich von *G. jungi* von Cournon durch:
- deutlich größere Dimensionen.

Zur Verdeutlichung der metrischen Unterschiede seien die vergleichbaren Maße aus Lavocat (1951: 28) denen des Typus von *G. ehrensteinensis* gegenübergestellt:

	G. jungi	*G. ehrensteinensis*
LP_3-M_3	7,35	9,85
LP_4-M_3	6,90	8,80
LM_1-M_3	5,65	7,15
LP_4	1,35	1,64
LM_1	2,10	2,50
LM_2	2,10	2,58

G. ehrensteinensis unterscheidet sich von *G.* cf. *jungi* von Coderet durch:
- ebenfalls größere Dimensionen;
- das fehlende distale Basalhöckerchen am P_1;
- die schwächeren Cingula der P inf. und das schwächere Präcingulid der M_1 und M_2;
- das fehlende Diastema zwischen P^4 und M^1.

Hugueney (1972: 68 f., Abb. 41, 43) erwähnt ein Mandibularfragment und einige isolierte Zähne von Coderet, die etwas größer sind als bei *G.* cf. *jungi*. Beim Mandibelfragment mit P_2-P_4 (l. c., Abb. 43) ist der P_2 kaum reduziert. Der M^2 (l. c., Abb. 41) hat ein konfluentes Mesostyl, eine distalkonvexe Postprotocrista und ist deutlich breiter. Der P^4 (l. c., Abb. 42) hat ein prominentes Parastyl und einen stärkeren, ausgelängten Innenhügel. Dieser „*Geotrypus*" sp. kann auch nicht mit *G. ehrensteinensis* in Verbindung gebracht werden.

Diskussion

Die *Geotrypus*-Arten sind sehr dürftig belegt. Von *G. antiquus* gibt es nur den Humerus (Holotypus) von Chauffours und ein Unterkieferbruchstück von Cournon (Lavocat 1951, Taf. 4/1). *G. arambourgi* von Cournon ist nur durch ein Schädelbruchstück mit P^4-M^1 sin. und P^1, P^4, M^1 dext. belegt (l. c., Taf. 19/4). Von

G. jungi von Cournon ist ebenfalls nur ein Schädelbruchstück mit Unterkiefer und Bezahnung bekannt (l. c., Taf. 4/2). BRUNET et al. (1981: 351, Tab. 6) erwähnen *Geotrypus cadurcensis* von Pech-du-Fraysse. *Protalpa cadurcensis* FILHOL steht aber bei LAVOCAT (1951: 25) in der Synonymie von *Geotrypus antiquus*. In der Fauna von Saint Menous (Allier) ist *Geotrypus* cf. *arambourgi* durch einen M^1, ein P^4-Fragment und mehrere Humerusbruchstücke spärlich belegt (HUGUENEY & GUERIN 1981: 54). Allein der beträchtliche Größenunterschied zwischen der Form von Ehrenstein 4 und dem Typus von *G. jungi* rechtfertigt erstere spezifisch als *G. ehrensteinensis* abzutrennen.

Mit *Geotrypus* cf. *jungi* und „*Geotrypus*" sp. gibt es in Coderet offensichtlich zwei verschiedene *Geotrypus*-Arten. VIRET (1929, Taf. 28/5–7) bildet zwei verschieden große Humeri als *Amphidozotherium* aff. *cayluxi* ab, die bei HUGUENEY (1972: 59) in der Synonymie von *Geotrypus* cf. *jungi* stehen. VIRET l. c., S. 43) unterscheidet anhand der Humeri eine grande forme von einer petite forme und stellt folgende Maße gegenüber:

	groß	klein
(1)	15–15,8	12,8–13,5
(2)	9,8	8–8,3
(3)	10,8	9–9,5

Möglicherweise gehören die großen Humeri zum größeren „*Geotrypus*" sp. und die kleineren zu *Geotrypus* cf. *jungi*. VIRET l. c. glaubt allerdings nicht, daß die Größenunterschiede die individuelle Variation übersteigen, sondern denkt eher an Geschlechtsdimorphismus.

HOEK OSTENDE (1989: 14 f., Taf. 4/1–4) bestimmt die Funde von Eggingen-Mittelhart 1 als *Geotrypus* sp. An vollständigen Stücken ist nur ein M^2 (2,64 × 2,55) aus der Coll. WANNEMACHER hinzugekommen. Der M_2, den HOEK OSTENDE (l. c., Taf. 4/1) abbildet, ist noch größer als bei *Geotrypus ehrensteinensis* und hat ein stärkeres Präcingulid. Der M^2 hat ein anderes L/B-Verhältnis. Vom ebenfalls sehr großen M^2 von „*Geotrypus*" sp. von Coderet unterscheidet sich dieses Stück ebenfalls durch das abweichende L/B-Verhältnis und durch das tief gespaltene Mesostyl. Die Form von Eggingen-Mittelhart 1 kann nicht mit *G. ehrensteinensis* in Verbindung gebracht werden. Die Determination bleibt *Geotrypus* sp.

Geotrypus tomerdingensis (TOBIEN 1939)

Taf. 7, Fig. 4–5

v 1939 „*Talpa*" *tomerdingensis* n. sp. – TOBIEN, Die Insektenfresser und Nagetiere aus der aquitanen Spaltenfüllung von Tomerdingen (Ulmer Alb), S. 163–164, Taf. 1/5–8.

Material (Maße siehe Tab. 6)

Tomerdingen: SMNS

43496	Humerus sin. (Orig. TOBIEN 1939: 164 f., Taf. 1/5–8)
45172	Radius sin., Ulna dext. ohne Distalende.

Der Humerus wurde bereits von TOBIEN (1939: 164 f., Taf. 1/5–8) ausführlich beschrieben und als „*Talpa*" *tomerdingensis* gut abgebildet.

Hinzu kommen ein Radius sin. und eine Ulna dext., deren Distalende abgebrochen ist. An der Ulna ist die Insertionsfläche für den m. triceps (triceps area of insertion bei Hutchison 1968, Abb. 12, dort Terminologie für Ulna, Abb. 14 für Radius) eine schmale Spange, bei *Talpa europaea* dagegen eine breite Fläche, die proximal bogenförmig begrenzt ist. Die Region zwischen medialer und lateraler Crista olecrani ist stark konkav eingemuldet, bei *T. europaea* plan. Der Proc. anconaeus springt weniger nach dorsal vor.

Am Radius ragt der Capitularfortsatz weniger weit nach proximal als bei *T. europaea*. Von diesem Fortsatz zieht eine scharfe Kante nach distal und begrenzt die große, dreieckige Artikulationsfacette für die Ulna. Diese ist bei *T. europaea* klein und schmal. Aufgrund der Größe können diese beiden Knochen nur zu *Geotrypus tomerdingensis* gehören.

Huegueney (1972: 69) brachte meines Wissens als erste „*Talpa*" *tomerdingensis* mit dem Genus *Geotrypus* in Verbindung. Hutchison (1974: 223) stellte die Art *tomerdingensis* explicit zur Gattung *Geotrypus*. Er sieht keinen Grund, die Humeri und Kieferfragmente, die Tobien (1939: 163) als *Amphidozotherium* aff. *cayluxi* bestimmte, nicht ebenfalls *G. tomerdingensis* zuzuordnen. Dies ist auf keinen Fall möglich. Die fünf Unterkieferbruchstücke repräsentieren zwei Arten. Zwei sehr schlanke Fragmente liegen in der Größenordnung von *Asthenoscapter* und sind nicht bestimmbar. Sie sind auch für *Mygatalpa*, die in Tomerdingen durch einen Humerus belegt ist, zu klein. Die drei starken Unterkieferbruchstücke sind für *Geotrypus* auch zu schwach. Bei einem ist noch das M_2-Talonid und der M_3 in situ, wodurch sich auch zahnmorphologisch die Zugehörigkeit zu *Geotrypus* sicher ausschließen läßt. Sie passen vielmehr zu *Paratalpa*. Ich habe diese drei Stücke mit dem Humerus von *Paratalpa brachychir* assoziiert.

Die vier Humeri von *Amphidozotherium* aff. *cayluxi*, die ebenfalls zu *Geotrypus* gehören und etwa die Größe der kleineren *Geotrypus*-Humeri von Coderet haben, können wohl kaum zu *G. tomerdingensis* gehören. Die in Tab. 6 gegenübergestellten Maße zeigen, daß der *tomerdingensis*-Humerus knapp 50% länger als der größte der vier kleinen ist. Eine derartig große Variabilität ist mir bei Talpiden nicht bekannt. In Ziegler (1985, Tab. 4) sind die Maße von 20 Humeri der rezenten *Talpa europaea* zusammengefaßt. Die metrische Variabilität liegt dort in der üblichen Größenordnung. Lediglich die Länge des Tuberculum teres variiert etwas stärker (V = 7,87). Die beiden Größenklassen bei den Tomerdinger *Geotrypus*-Humeri repräsentieren zwei verschiedene Arten. Die kleineren gehören entweder zu *Geotrypus* cf. *jungi* oder zu *Geotrypus* aff. *montisasini* n. sp., einer Form, die in der geographisch naheliegenden, aber stratigraphisch jüngeren Fauna von Ulm-Westtangente belegt ist.

Geotrypus montisasini n. sp.

Taf. 8, Fig. 1–2; Taf. 9, Fig. 1–5; Abb. 6

Holotypus: In Sedimentblock eingebettetes Teilskelett: Oberkieferfragm. sin. mit P^2–M^3, Unterkiefer sin. mit C–M_3, dext. mit 3 incisiviformen Zähnen (I_2, I_3, C inf.), Ramus ascendens dext., Humerus sin., Radius sin., Ulna und Radius dext., mehrere verstreute, zum Teil artikulierende Handwurzelknochen und Phalangen, undefinierbare Knochensplitter: Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart SMNS 44523; Taf. 8, Fig. 1.

Maße:

Unterkiefer: LP_1–M_3 10,8 LP_3–M_3 9,5 LP_4–M_3 8,2 LM_1–M_3 6,75
LP_1–P_4 4,15 H unter Mitte M_1 2,7
P_1 1,35 × 0,82 P_3 1,30 × 0,69 P_4 1,60 × –
M_1 2,60 × 1,50 M_2 2,45 × 1,55 M_3 1,90 × 1,35

Oberkiefer: LP^4-M^3 8,15 LM^1-M^3 6,2 P^2 1,09 × 0,68 P^3 1,32 × 0,87
P^4 ca. 1,9 × 1,36 M^1 ca. 2,15 × – M^2 2,45 × 2,60
M^3 1,30 × 2,10
Postcraniale Knochen: siehe Tab. 6.

Locus typicus: Ulm-Westtangente am Oberen Eselsberg, einem Stadtteil im NW von Ulm (Baden-Württemberg).

Stratum typicum: Unter-Miozän, mittleres Agenium, Ulmensis-Schichten, MN 2a (HEIZMANN et al. 1989).

Derivatio nominis: Nach der Lage der Fundstelle am Oberen Eselsberg, latinisiert, mons, -tis = Berg und asinus, -i = Esel.

Geographische und stratigraphische Verbreitung: Sicher ist *Geotrypus montisasini* in Ulm-Westtangente (MN 2a) und in Haslach (MN ?1/2a) nachgewiesen. Möglicherweise repräsentiert die kleine *Geotrypus*-Art von Tomerdingen (MN 1) eine sehr nahestehende Art.

Material (Maße siehe auch Tab. 5, 6, Abb. 6)

Ulm-Westtangente: SMNS

44522, 44523, 44812, 44813, 45151, 45153: Teilskelett (Holotypus), 4 Humeri und Radius sin. isoliert, P^4 dext. 2,13 × – Unterkiefer dext. mit I_2-C, P_2-M_3.

Maße: LP_3-M_3 9,4 LP_4-M_3 8,2 LM_1-M_3 6,78 H unter Mitte M_1 2,9
H Coronoid 9,0 P_3 1,20 × 0,62 P_4 1,60 × 0,74 M_1 2,30 × 1,16
M_2 2,40 × 1,28 M_3 ca. 2,05 × 1,10

Haslach: SMNS

43499	Sedimentblock mit Humerus, Radius und Scapula sin. (Orig. JÄGER 1850: 822, Taf. 72/61; dort „Maulwurf").

Tomerdingen *Geotrypus* aff. *montisasini* n. sp.: SMNS

44485, 44486	4 Humeri, Femur sin. (Beleg zu TOBIEN 1939: 163, dort *Amphidozotherium* aff. *cayluxi* FILH.);
45103	Humerus sin.

Diagnose. – Große *Geotrypus*-Art; mandibulare Zahnformel 2 1 3 3; C inf. caniniform, P_3 und P_4 schneidend, Kulissenstellung, P inf. zweiwurzelig mit distalem Basalhöckerchen; M_1 mit sehr schwachem, M_2 und M_3 mit schwachem Präcingulid. Proc. articularis walzenförmig, über Niveau der Zahnreihe, Ramus ascendens zunächst steil, dann flach ansteigend; P^4 mit kleinem Parastyl, ohne Innenhügel; M^1 mit prominentem Parastyl, M^1 und M^2 mit nur sehr oberflächlich gespaltenem, M^3 mit konfluentem Mesostyl.

Humerus: robust, Fossa brachialis mäßig tief, Fossa lig. m. flexor digitorum stark schräg gestellt. Breite proximal > Breite distal.

Radius: Capitularfortsatz kurz, große dreieckige Gelenkfläche für Ulna.

Beschreibung des Holotypus

Das Teilskelett ist in Sediment eingebettet. Die identifizierbaren Knochen liegen über eine Fläche von ca. 4 × 7 cm verstreut.

Die linke Unterkieferhälfte ist mit der Labialseite eingebettet. Die obere Hälfte des Proc. coronoideus ist abgebrochen. Der Ramus ascendens ist oral-aboral sehr lang. Das For. mandibulae liegt ungefähr in dessen Mitte. Darüber endet die wulstförmige Linea mylohyoidea. Der walzenförmige Proc. articularis liegt deutlich über dem Niveau der Zahnspitzen.

Von den beiden ersten incisiviformen Zähnen ($?I_2$ und I_3) sind nur die beiden Alveolen vorhanden, die bezeugen, daß diese nahezu liegend eingepflanzt waren. Der dritte incisiviforme Zahn, der C inf., ist mit ca. 45° nach mesial geneigt. Er hat eine mesiale Kante und muß seinen Vorgänger überlagert haben. Alle drei incisiviformen Zähne sind ungefähr gleich groß.

Der zweiwurzelige, incisiviforme P_1 ist spitzconisch, lingual mehr plan, labial konvex, nicht schneidend, hat ein distales Basalhöckerchen und ein schwaches Lingualcingulum. Seine Spitze ist höher als die des M_1-Protoconids.

Der P_2 ist eliminiert.

Die zweiwurzeligen P_3 und P_4 stehen in Kulissenstellung und sind durch einen scharfen mesialen und distalen Grat schneidend. Das Postcingulid bildet in der Mediane ein distales Basalhöckerchen.

M inf. – $M_2 \langle M_1$. Bei den beiden ersten Molaren liegt das Trigonidbecken über dem Niveau des Talonidbeckens, beim M_3 liegen beide auf gleicher Höhe. Die Crista obliqua fällt mesiad ab und endet labial von der Medianen vor der Trigonidrückwand, am M_3 weit lingual. Es gibt weder Entocristid noch Metacristid.

Von der mit der Lingualseite eingebetteten rechten Unterkieferhälfte, die über der linken Hälfte lag und ursprünglich die linke Maxillarhälfte ganz verdeckte, ist nur noch ein Teil des Ramus ascendens, der die Basis der seichten Fossa masseterica zeigt, und der Rostralteil mit den ungefähr gleich großen, incisiviformen I_2–C. inf. und den beiden P_1-Wurzeln vorhanden. Das Zwischenstück ist herausgebrochen. Die beiden Incisivi sind spatelförmig.

Vom Maxillare ist die linke Zahnreihe von P^2–M^3 erhalten. Der Maxillarknochen selbst ist schon bei der Einbettung stark verdrückt worden und bringt keinerlei Information. Die Zahnreihe ist bis auf eine kleine Lücke zwischen den beiden P sup. geschlossen.

Die zweiwurzeligen P^2 und P^3 wirken durch den schwachen distalen Grat mäßig schneidend. Der P^2 hat weder Cingulum noch Basalhöckerchen. Der P^3 hat ein kurzes, sehr schwaches Prä- und Postcingulum.

Der P^4 hat eine gestreckte Metacrista. Das schwache Präcingulum bildet ein unscheinbares Parastyl. Der Lingualtalon ist von einem dünnen Cingulum eingefaßt. Ein Innenhügel fehlt.

Bei allen M sup., die denen der rezenten *Talpa europaea* sehr ähnlich sind, ist der Lingualteil schlank und zugespitzt. Der M^1 hat ein prominentes Parastyl und ein nur oberflächlich gespaltenes Mesostyl. Der Lingualteil ist nicht gegliedert. Proto- und Metaconulus fehlen.

Der M^2 hat ein oberflächlich gespaltenes Mesostyl und keine Cingula.

Am M^3 ist das Mesostyl konfluent.

Der Humerus ist mit der Lateral- und Cranialseite schräg eingebettet. Der simsartig überstehende „scalopine ridge“ verläuft mediolateral in flachem Bogen. Das Tuberculum minus überragt die Pectoralcrista. Zwischen beiden ist die mediale Öffnung des Kanals für die Bizepssehne zu sehen. Die Incisur zwischen Tub. minus und Tub. teres, die „bicipital groove“ ist weit und relativ seicht. Das Tub. teres ist länglich. Das For. entepicondylicum öffnet sich nach mediocaudal. Die Spina des Epicondylus med. ist abgebrochen. Nach der Bruchstelle zu urteilen, war sie lang. Die Fossa lig. m. flexor digitorum ist nach distocranial gerichtet.

Ulna und Radius dext. liegen in unmittelbarer Nähe des Humerus sin. Von der Ulna ist das distale Viertel abgebrochen. Dessen Abdruck im Substrat ermöglicht aber die gesamte Länge zu messen. Im Olecranon ist eine Bruchstelle. Durch den nach lateral umgeschlagenen, scharfen Volarrand ist die Abductorfossa tief.

Der kompakte Radius dext. ist mit der Medialseite eingebettet. Er hat einen kurzen Capitularfortsatz mit einer scharfen, volaren, distad verlängerten Kante. Das Distalende ist dorsal stark ausgelängt. Der ebenfalls mit der Medialseite eingebettete Radius sin. bringt keine zusätzliche Information.

Es gibt noch eine Reihe verstreut liegender, teils isolierter, teils artikulierter Carpalknochen, Metapodien und Phalangen, die nur wenige Merkmale bieten, da nur eine Seite zu sehen ist, und nicht identifizierbare Knochensplitter.

Tab. 5. *Geotrypus* spp., statistische Werte der Zähne.

Lokalität		n	R	m
Ulm-Westt.	LP$_4$	2	1,60–1,60	1,60
	BP$_4$	1		0,74
Ehr. 4	LP$_4$	1		1,64
	BP$_4$	1		0,86
Ulm-Westt.	LM$_1$	2	2,30–2,60	2,45
	BM$_1$	2	1,16–1,50	1,33
Ehr. 4	LM$_1$	2	2,50–2,50	2,50
	BM$_1$	2	1,46–1,48	1,47
Ulm-Westt.	LM$_2$	2	2,40–2,45	2,43
	BM$_2$	2	1,28–1,55	1,42
Ehr. 4	LM$_2$	1		2,58
	BM$_2$	2	1,42–1,45	1,44
Egg.-Mh. 1	LM$_2$	1		2,68
	BM$_2$	2	1,56–1,59	1,58
Ulm-Westt.	LM$_3$	1		1,90
	BM$_3$	1		1,35
Egg.-Mh. 1	LM$_3$	1		2,12
	BM$_3$	1		1,20
Ulm-Westt.	LP^4	1		ca. 1,90
	BP^4	1		1,36
Ehr. 4	LP^4	2	2,00–2,32	2,16
	BP^4	2	1,40–1,52	1,46
Egg.-Mh. 1	LP^4	2	2,03–2,22	2,13
Ulm-Westt.	LM^1	1		ca. 2,15
Ehr. 4	LM^1	1		3,00
	BM^1	1		2,36
Ulm-Westt.	LM^2	1		2,45
	BM^2	1		2,60
Ehr. 4	LM^2	4	2,36–2,59	2,45
	BM^2	5	2,60–2,66	2,62
Egg.-Mh. 1	LM^2	1		2,64
	BM^2	1		2,59
Ulm-Westt.	LM^3	1		1,30
	BM^3	1		2,10
Ehr. 4	LM^3	1		1,54
	BM^3	1		2,11
Egg.-Mh. 1	LM^3	2	1,40–1,55	1,48
	BM^3	2	2,11–2,12	2,12

Ulm-Westtangente	*Geotrypus montisasini* n. sp.
Eggingen-Mittelhart 1	*Geotrypus* sp.
Ehrenstein 4	*Geotrypus ehrensteinensis* n. sp.

Beschreibung der übrigen Reste

Unter den zahlreichen isolierten Talpidenzähnen von Ulm-Westtangente gibt es keinen einzigen, der sicher auf *Geotrypus* zu beziehen ist.

Eine weitere, ebenfalls mit der Labialseite eingebettete Unterkieferhälfte dext. hat den vollständigen Ramus ascendens, I_2-C inf. und P_3-M_3. Die drei gleich großen incisiviformen Zähne sind wahrscheinlich I_2, I_3 und C inf. Der P_1 ist ausgebrochen. P_3 ist schräg eingepflanzt, so daß sich die Mesiolingualseite des P_4 mit der Distolabialseite des P_3 überlappt. Die Zähne zeigen keine morphologischen Abweichungen zum Typus. Wesentlicher Unterschied ist nur das umgekehrte Längenverhältnis zwischen den beiden ersten M inf. Beim Typus ist der M_1 deutlich länger als der M_2, hier ist es genau umgekehrt. Die Molaren sind auch deutlich schmäler. Der Ramus ascendens steigt zunächst stark an. Etwas über dem Niveau der Zahnspitzen flacht die Steigung ab. Die Linea mylohyoidea beginnt ein kurzes Stück hinter dem M_3 und zieht in Richtung Incisura semilunaris. Sie endet kurz hinter dem zentral liegenden For. mandibulae. Die Fossa pterygoidea ist mäßig tief.

Ansonsten gibt es in Ulm-Westtangente von *Geotrypus* nur noch drei Humeri und einen Radius. Bei einem caudal eingebetteten linken Humerus (SMNS 45151) ist das proximale Viertel abgebrochen. Es fällt durch das enorm starke Corpus humeri (Breite 6 mm!) auf. Die Spina des Epicondylus med. trifft fast das Tub. teres. Die Incisur zwischen Trochlea und der stark craniodistal gerichteten Ligamentgrube ist schmal.

Der besterhaltene Humerus ist das rechtsseitige Exemplar SMNS 44813.1. Die Lateralhälfte der Pectoralcrista und das Caput sind abgebrochen. Die Rinne für die Bizepssehne war tunnelartig geschlossen. Der Pectoralkamm dünnt nach distal aus und endet im spitzen, laterad weisenden Pectoraltuberkel. Die Fossa radialis ist seicht. Ansonsten bietet das Stück keine wesentlichen zusätzlichen Informationen.

Ein isolierter Radius sin. (SMNS 44813.2) zeigt proximomedial die große, dreieckige Artikulationsfacette für die Ulna, am Distalende, mediovolar, die kleine distale Gelenkfläche für die Ulna. Die distale Rinne bildet die gemeinsame Gelenkfläche für Scaphoid und Ulnare.

Humerus, Radius und Scapula sin. aus Haslach (SMNS 43499) sind unmittelbar nebeneinander in Sediment eingebettet und gehören damit sicher zu einem Individuum. Morphometrisch stimmen Humerus und Radius mit den beiden größeren Exemplaren von Ulm-Westtangente überein und können ohne weiteres auf *G. montisasini* bezogen werden. Die Spina des Epicondylus medialis ist noch stärker an das Tub. teres angenähert. Bei der Scapula ist die ovale Cavitas glenoidalis und der kurze, von der Seite dreieckige Acromion zu sehen.

Die fünf kleineren Humeri von Tomerdingen (vier davon bisher *Amphidozotherium* aff. *cayluxi*) sind etwas kleiner als jene von Ulm-Westtangente, gleichen ihnen aber morphologisch. Sie liegen auch in der Größenordnung der kleineren Humeri von *Geotrypus* cf. *jungi* von Coderet (vgl. Maße in VIRET 1929: 43). Bei diesen ist aber die proximale Breite kleiner als die distale Breite. Bei einem intakten Tomerdinger Exemplar (SMNS 45103) ist die proximale Breite größer als die distale, wie dies bei den Stücken von Ulm-Westtangente und von Haslach der Fall ist. Die besagten Humeri von Tomerdingen stehen daher jenen von Ulm-Westtangente proportionell näher als *G.* cf. *jungi* von Coderet. Wegen der geringeren Größe werden sie als *Geotrypus* aff. *montisasini* determiniert.

Ein Femur sin. (SMNS 44486) von Tomerdingen (ebenfalls bisher *Amphidozotherium* aff. *cayluxi*) läßt sich ebenfalls dieser Art zuordnen. Es hat einen stärkeren Schaft als bei *Geotrypus* cf. *jungi*. Der Trochanter major überragt das Caput deutlich. Bei *Talpa europaea* dagegen sind Tr. major und Caput ungefähr gleich hoch. Der Tr. minor ist stärker und lädt weiter nach lateral aus. Die Fossa trochanterica ist tiefer. Der Winkel zwischen Caput und einer zwischen Tr. minor und Tr. tertius gedachten Linie ist größer, das heißt, das Caput steht mehr nach cranial ab. Am distolateralen Corpusende ist eine Tuberositas supracondylaris lat. ausgebildet. Bei *Talpa europaea* ist eine solche nicht erkennbar. Die Facies poplitea ist plan bis caudalkonvex, bei *Talpa* dagegen eingemuldet.

Tab. 6. *Geotrypus* spp., Maße der postcranialen Knochen. Meßstrecken siehe Abb. 1.

Locus/Inv.-Nr.	1	2	3	4	5	6	7
Humerus							
Ulm-Westt.							
44523*	13,7	3,3	–	–	–	–	–
44812	14,7	3,5	10,3	9,1	5,4	–	9,4
44813	14,6	3,5	10,5	9,1	4,7	11,1	9,6
45151	–	3,4	–	–	6,0	11,2	9,4
45153 (juvenil)	–	2,7	–	–	4,8	–	8,7
Haslach							
43499**	14,8	3,3	11,1	9,0	5,0	11,2	9,5
Tomerdingen							
44485.1	12,9	3,1	–	7,6	4,85	–	8,9
44485.2	–	–	–	–	4,1	–	9,7
44485.3	13,1	3,2	–	–	4,5	–	8,3
44485.4	12,2	3,0	–	7,6	4,45	–	7,9
45103	13,4	3,4	9,6	8,2	4,5	8,9	8,3
43496	19,0	4,7	–	11,2	5,6	12,5	11,0
Radius				Ulna		1	
Ulm-Westt.	1	2		Ulm-Westt.			
44523* sin.	10,7	9,5		44523*		17,3	
44523* dext.	10,7	9,4					
44813	10,6	9,4					
Haslach							
43499**	11,2	9,7					
Tomerdingen							
45172	13,8	12,2					
Femur							
Tomerdingen	1	2	3	4	5	6	
44486	18,1	17,2	6,6	5,8	2,5	5,2	

* und ** kennzeichnen Knochen eines Individuums

Ulm-Westt. und Haslach *Geotrypus montisasini* n. sp.

Tomerdingen *Geotrypus* aff. *montisasini*
Geotrypus tomerdingensis (Nr. 43496, 45172)

Differentialdiagnosen

Geotrypus montisasini ist zwar nicht sehr zahlreich, durch den assoziierten Fund aber qualitativ die am besten belegte *Geotrypus*-Art.

G. montisasini unterscheidet sich von *G. antiquus* durch:
- etwas größere Dimensionen;
- die Elimination des P_2;
- die Kulissenstellung der P_3 und P_4;
- das Fehlen des distolingualen Basalhöckerchens am P_4 und dessen kleineres, ungeteiltes Talonid;
- den weniger tiefen Einschnitt zwischen Paraconid und Metaconid der M_1 und vor allem der M_2.

G. montisasini unterscheidet sich von *G. jungi* durch:
- deutlich größere Dimensionen;
- die Elimination des P_2;
- das distale Basalhöckerchen des P_1.

G. montisasini unterscheidet sich von *G.* cf. *jungi* von Coderet durch:
- deutlich größere Dimensionen;
- die Elimination des P_2;
- die schwächeren Präcingulide der M inf.,
- das Fehlen des Diastemas zwischen P^4 und M^1;
- den weniger weit vorgerückten Protoconus am M^1.

G. montisasini unterscheidet sich von *G. arambourgi* durch:
- kleinere Dimensionen;
- die mehr dreieckigen M sup.;
- die schwächeren Parastyl und Protoconus des M^1.

G. montisasini unterscheidet sich von *G. ehrensteinensis* durch:
- die Elimination des P_2;
- das distale Basalhöckerchen am P_1.

G. montisasini unterscheidet sich von *G. tomerdingensis* durch:
- deutlich kleinere postcraniale Knochen.

Diskussion

Geotrypus montisasini, die jüngste gültige *Geotrypus*-Art, weist sich durch den Verlust eines mandibularen Prämolaren gegenüber allen bekannten Arten als evoluiert aus. Theoretisch kommt er als Descendent von *G. antiquus*, *G. jungi* und *G. ehrensteinensis* gleichermaßen in Betracht. Die Beziehung zu *G. tomerdingensis*, von dem nur einige postcraniale Knochen bekannt sind, ist unklar. *G. arambourgi* von Cournon, von dem nur die Maxillarbezahnung bekannt ist, kann zahnmorphologisch einigermaßen sicher als Ahnform ausgeschlossen werden.

Postcranial sind die *Geotrypus*-Arten nur metrisch und proportionell unterscheidbar. Die morphologischen Eigenheiten kennzeichnen nur die Gattung *Geotrypus* als ganze.

Das robuste Femur von Tomerdingen wurde wie bei Tobien (1939: 163) mit den kleinen Humeri assoziiert. Legt man den Humerus von *G. tomerdingensis*, den kleineren von *G.* aff. *montisasini* und das Femur nebeneinander, so ist man geneigt, das

Femur der größeren Art zuzuordnen. Bei der rezenten *Talpa europaea* ist das Femur etwas länger als der Humerus. Die folgende Gegenüberstellung der Längenmaße soll die Beziehungen verdeutlichen:

	T. europaea	*G. tomerdingensis*		*G.* aff. *montisasini*
Humerus	14,5	19,1		13,4
Femur	15,5		18,1	

Würde man das Femur *G. tomerdingensis* zuordnen, so wäre dort der Humerus etwas länger als das Femur. Würde man es mit dem größten Humerus von *G.* aff. *montisasini* assoziieren, ergäbe sich daraus ein wesentlich größerer Längenunterschied als bei *T. europaea*. Bei diesem Vergleich muß man allerdings in Rechnung stellen, daß die beiden Langknochen des rezenten Exemplars sicher von einem Individuum sind, bei den fossilen mit großer Wahrscheinlichkeit nicht. Ein im Vergleich zum Femur langer Humerus mag Ausdruck für die Anpassung an die fossoriale Lebensweise sein. Gehörte das Femur zu *G. tomerdingensis*, so würde dies bedeuten, daß er stärker fossorial war als die rezente Art. Dies steht aber im Widerspruch zu den Proportionen des Humerus selbst. Bei der Assoziation des Femurs mit dem Humerus von *G.* aff. *montisasini*, wäre der Humerus im Vergleich zum Femur noch deutlich kürzer als bei der rezenten *Talpa*. Daraus ließe sich schließen, daß *G.* aff. *montisasini* weniger fossorial war als die heute lebende Form. Dies stünde im Einklang mit dem weniger spezialisierten Humerus. Eine definitive Entscheidung ist nur durch assoziierte Funde möglich. Obiger Argumentation folgend, wird das Femur mit Vorbehalt bei der kleineren Art belassen.

Die Gattung *Geotrypus* wurde von van Valen (1967: 274) in den von ihm geschaffenen Tribus Scaptonychini der Subfamilie Talpinae eingereiht. Diese Zuordnung wurde von Hugueney (1972: 59) und Hutchison (1974: 223) übernommen. van Valen (l. c., S. 274) schuf diesen Tribus „to have place for those primitive genera that do not have the specializations characteristic of the other tribes of the Talpinae". Unter den Scaptonychini führt van Valen (l. c., S. 263) folgende Gattungen: *Myxomygale, Geotrypus, Mygatalpa* und *Scaptonyx. Myxomygale* gilt als Urotrichine (Crochet 1974: 115) oder als Talpinae incertae sedis (Hutchison 1974: 241). *Mygatalpa* gilt allgemein als Desman (Schreuder 1940; Hugueney 1972: 241; Hutchison 1974: 241). Bei *Scaptonyx* von La Grive ist die Assoziation Humeri – Gebiß unklar. *Scaptonyx*? *dolichochir* Gaillard, nur durch Humeri belegt, gilt heute als ?*Urotrichus dolichochir* (Hutchison 1974: 225; Storch & Qiu 1983: 106) und damit als Urotrichine. Der Unterkiefer von „*Scaptonyx*" *edwardsi* von La Grive gehört möglicherweise zum Humerus von ?*Urotrichus dolichochir* oder von cf. *Scalopoides* sp. (Hutchison 1974: 223 ff., 228). Es gibt also keinen fossilen *Scaptonyx*, der sich begründet bei den Scaptonychini einreihen ließe. Als einziger fossiler Scaptonychine bleibt *Geotrypus*, der auch gut bei den Talpini unterzubringen wäre, ohne daß dadurch diese Gruppe wesentlich inhomogener würde. Die Scaptonychini, so wie sie van Valen versteht, sind eine wesentlich inhomogenere Gruppierung. Ich bin dafür, die Scaptonychini, wenn dieser Tribus überhaupt nötig ist, auf die rezente Gattung *Scaptonyx* zu beschränken. *Mygatalpa* wird hier, wie allgemein üblich, als Vertreter der Desmaninae geführt, *Myxomygale* bei den Urotrichini. *Geotrypus* stellt innerhalb der Talpini gebißmorphologisch eine frühe Spezialisierung dar. Er kann nicht zur rezenten *Talpa* führen, da diese im Unterkiefer noch die vollständige Zahnformel 3 1 4 3 hat. Die drei Incisivi und der C inf. sind incisiviform, wobei der I_3 etwas kleiner ist als die anderen. Bei *G. ehrensteinensis*, bei *G.* cf. *jungi* von Coderet und bei *G. montisasini* gibt es nur drei ungefähr gleich große incisiviforme Zähne, die zwei I inf. und einen Canin. *G. montisasini* von Ulm-Westtangente stellt gegenüber den oligozänen Formen durch den Verlust des P_2 ein weiteres Reduktionsstadium dar.

Geotrypus sp.

Taf. 9, Fig. 6–7; Abb. 6

Material
Stubersheim 3
BSP 1980 XXXIII

234	M_2 dext. 2,38 × 1,23
231	$P_{?3}$ sin. 1,18 × 0,57
232	$P_{?1}$ dext. 1,17 × 0,41

Der hier als P_1 gedeutete, oberflächlich angelöste Zahn ist zweiwurzelig, caniniform und hat weder Cingulum noch Basalhöckerchen.

Der vermutliche, zweiwurzelige P_3 hat einen kurzen mesialen und distolingualen Grat, ein Talonid und ist kaum schneidend.

Der M_2 hat ein markantes Präcingulid. Die Crista obliqua endet ungefähr in der Mitte der Basis der Trigonidrückwand. Das Trigonid ist breiter als das Talonid, dessen Boden nur unwesentlich höher als der des Talonids.

Daß diese Zähne wahrscheinlich auf eine weitere *Geotrypus*-Art zu beziehen sind, zeigt der M_2. Das Präcingulid ist stärker und der Niveauunterschied zwischen Trigonid- und Talonidbasis viel geringer als bei *G. montisasini*, *G. ehrensteinensis* und *G. jungi*. In diesem Merkmal gleicht das vorliegende Exemplar mehr *G. antiquus*, der auch ungefähr die gleiche Größe hat. Der P_1 hat dort aber ein distales Basalhöckerchen.

Anhand der drei Zähne von Stubersheim 3 wäre auch die Bestimmung *Geotrypus* cf. *antiquus* gewagt und sicherlich nicht zutreffend. Die Determination *Geotrypus* sp. muß daher genügen.

Gattung *Talpa* LINNAEUS 1758

Talpa tenuidentata n. sp.

Taf. 10, Fig. 1–12; Abb. 7

Holotypus: Sedimentblock mit Humerus dext., Sternum, Phalanx 2 post., Unterkiefer sin. mit I_2–C, Wurzeln von P_1–P_3, P_4–M_2-Trigonid, Unterkiefer dext. mit P_1–M_2-Trigonid; Staatl. Museum f. Naturk. Stuttgart, SMNS 44811, Taf. 10, Fig. 1.

Maße: Unterkiefer sin. LP_1–P_4-Alveole 3,08 H unter Mitte M_1 (labial) 1,5 P_4 0,97 × 0,46 M_1 1,55 × 0,91
Unterkiefer sin. LP_1–P_4-Alveole 3,15 H unter Mitte M_1 (lingual) 1,5 LP_1 0,93 LP_2 0,66 LP_3 0,72 LP_4 0,98
Humerus dext. (Maße siehe Tab. 8)

Locus typicus: Ulm-Westtangente am Oberen Eselsberg, einem Stadtteil im NW von Ulm.

Stratum typicum: Unter-Miozän, mittleres Agenium, Ulmensis-Schichten, MN 2a (HEIZMANN et al. 1989).

Derivatio nominis: von lat. tenuis = dünn, schlank; dens, -tis = Zahn; wegen der schlanken Zähne, insbesondere der P inf.

Geographische und stratigraphische Verbreitung: Bisher ist *Talpa tenuidentata* nur in Ulm-Westtangente nachgewiesen, Alter siehe oben.

Material (Maße siehe Tab. 7, 8; Abb. 7)

Ulm-Westtangente: SMNS 44811, 44814, 45152, 45159, 45182

Teilskelett (Holotypus), 2 Humeri sin., 30 Humerusfragm. (zum größten Teil hier), 108 Einzelzähne.

Diagnose. – Kleine *Talpa*-Art mit schlanken Zähnen und schneidenden P inf. Forr. mentalia unter der Vorderwurzel des P_2, der Hinterwurzel des P_4 und unter der Vorderwurzel des M_2. P inf. zweiwurzelig mit basaler mesialer und langer, scharfer distolingualer Kante. P_1 ungefähr so groß wie P_4. M inf.-Talonid lingual tief geschlossen, M_2 und M_3 mit Metacristid. P^4 schlank, Parastyl und Innenhügel klein, umlaufendes Cingulum. Proto- und Metaconulus der M^1 und M^2 schwach, Mesostyl nur oberflächlich gespalten. Humerus mäßig fossorial.

Beschreibung des Holotypus

Die zu einem Individuum gehörenden Reste liegen in einem Sedimentblock auf einer Fläche von ca. 2,5 × 5,5 cm verstreut.

Die linke, lingual eingebettete Unterkieferhälfte ist hinter dem M_2 abgebrochen und wird ab dem M_2-Talonid vom aufsteigenden Ast verdeckt. Die Forr. mentalia liegen unter vP_2, hP_4 und vM_2.

Im Kiefer sind die einander überlagernden, spatelförmigen I_2 und I_3 und der ebenfalls schräg eingepflanzte, stiftförmige Caninus erhalten. Der I_1 ist samt Alveole vor der Einbettung abgebrochen und nicht mehr vorhanden. Von den zweiwurzeligen P_1 bis P_3 stecken nur noch die Wurzeln in den Alveolen.

Der P_4 hat einen scharfen mesiobasalen und einen distolingualen Grat sowie ein breites Präcingulid. Das aufgewölbte Postcingulid bildet ein kleines Talonid. Die labiale Kronenbasis ist zwischen den Wurzeln leicht hochgezogen.

Am M_1 ist das Talonid wesentlich breiter als das Trigonid. Die Crista obliqua fällt labiad zur Protoconidrückseite ab. Das Entoconid ist leicht beschädigt. Ein Metacristid ist nicht ausgebildet. Das schwache Präcingulid reicht bis zur hochgezogenen labialen Protoconidbasis.

Vom M_2 ist nur das Trigonid von labial zu sehen.

Am aufsteigenden Ast ist die mäßig tiefe Fossa masseterica erhalten. Der Proc. coronoideus steht mit ca. 70° Neigung auf dem horizontalen Ast.

Von der rechten, mit der Labialseite eingebetteten Unterkieferhälfte sind P_1 bis M_2-Trigonid in situ erhalten. Ein spatelförmiger, loser Incisivus aus diesem Kiefer liegt etwa 4 mm vor dem P_1. Etwa 4 mm hinter der aboralen Bruchstelle liegt der lose Proc. angularis dieser Unterkieferhälfte, die offensichtlich unmittelbar vor der Einbettung zerbrochen ist.

Die P_2 bis P_4 haben ein schwaches, wulstförmiges Lingualcingulum. P_1 und P_4 sowie P_2 und P_3 unterscheiden sich jeweils nur geringfügig in der Größe. Der P_1 ist durch die etwas weiter mesial liegende Spitze asymmetrisch, während sie bei den drei folgenden P inf. +/− zentral liegt. Hierin, durch das fehlende Cingulum und durch den fehlenden mesialen Grat ist der P_1 vom etwa gleich großen P_4 auch anhand isolierter Zähne unterscheidbar.

Am M_1 ist das Metaconid abgebrochen, vom M_2 ist nur noch das Trigonid vorhanden.

Der Humerus ist mit der Cranialseite eingebettet. Das Tub. majus ist leicht beschädigt. Der Proc. deltoideus und die Spitzen der Epicondylarspinae sind abgebrochen. Er gleicht in allen morphologischen Details und in der Grazilität (BP × 100% L = 73,3) jenem von *Talpa minuta* von Sansan, ist aber insgesamt etwas größer.

Eine isolierte Phalanx 2 posterior ist sehr gedrungen, hat eine breite proximale Gelenkfläche und dürfte einem mittleren Strahl angehören.

Von einem mit der Dorsalseite eingebetteten Sternum ist die caudale Hälfte und die rechte ala erhalten. Linke ala und Crista sterni sind abgebrochen. Das Stück ist deutlich kleiner als bei *Talpa europaea*.

Beschreibung der übrigen Reste

Außer dem Holotypus gibt es noch 106 isolierte Zähne, 2 sicher zuzuordnende Humerusbruchstücke und eine unbestimmte Anzahl aus einer Gruppe von 30 kleineren Fragmenten, bei denen nur die Breite des Corpus zu messen ist, das Proximalende stets fehlt und das Distalende mehr oder weniger stark beschädigt ist.

Fünf kleine P_2 und P_3 sind wegen der geringen Größenunterschiede nicht unterscheidbar. Beim Typus ist der P_3 etwas länger als der P_2. Sie haben ein unscheinbares Präcingulid, einen markanten distalen Grat und ein etwas stärkeres Postcingulid.

19 größere P inf. sind aufgrund der zentralen Lage der Spitze als P_4 zu bestimmen. Besser als am Typus ist bei diesen das ausladende Präcingulid, das beim P_1 fehlt, zu sehen. Die mesiale Kante ist nur basal ausgebildet, der distolinguale Grat stets scharf.

Die isolierten M_1 bieten keine zusätzliche Information.

Die schlanken M_2 haben ein markantes Präcingulid. Die Crista obliqua endet etwas lingual von der Mitte der Trigonidrückwand, manchmal erreicht sie fast das

Tab. 7. *Talpa tenuidentata* n. sp., Ulm-Westtangente, statistische Werte der Zähne.

Zahnposition	n	R	m	s	V
LP_1-P_4	2	3,03–3,15	3,12		
LP_1	1		0,93		
$LP_{2/3}$	5	0,60–0,72	0,66		
$BP_{2/3}$	5	0,26–0,34	0,30		
LP_4	18	0,87–1,03	0,95±0,02	0,039	4,09
BP_4	20	0,34–0,49	0,41±0,01	0,031	7,45
LM_1	14	1,40–1,55	1,48±0,03	0,046	3,12
BM_1	17	0,83–0,91	0,87±0,01	0,026	2,94
LM_2	7	1,63–1,75	1,71±0,05	0,053	3,10
BM_2	8	0,84–0,93	0,89±0,03	0,031	3,48
LM_3	10	1,36–1,49	1,41±0,03	0,047	3,32
BM_3	13	0,70–0,79	0,73±0,01	0,022	2,92
LC sup.	1		0,89		
BC sup.	3	0,44–0,47	0,46		
LP^4	6	1,15–1,29	1,23±0,06	0,055	4,49
BP^4	10	0,70–0,78	0,74±0,02	0,028	3,75
BM^1	1		1,31		
LM^2	10	1,35–1,52	1,45±0,04	0,054	3,75
BM^2	13	1,52–1,70	1,57±0,03	0,057	3,62

Tab. 8. *Talpa minuta* und *Talpa tenuidentata*, Maße der Humeri. Meßstrecken siehe Abb. 1

Lokalität	1	2	3	4	5	6	7
Ulm-Westt.							
44811	10,1	2,0	7,4	6,5	2,6	5,8	ca. 5,2
44814	–	–	–	–	2,5	–	5,2
Budenheim/Heßler							
87/58	9,6	2,1	7,4	6,6	2,6	5,8	5,4
87/59	10,0	2,3	7,5	6,6	2,6	6,0	5,5
87/60	–	–	–	–	2,8	6,2	5,75

stets deutliche Metacristid. Meta- und Entocristid riegeln das Talonidbecken flach ab. Das Protoconid ist höher als Meta- und Hypoconid.

Die M_3 sind kleiner als die M_2, haben ein reduziertes Talonid und weder Postcingulid noch Entostylid.

Drei C sup. werden aufgrund morphologischer Ähnlichkeit mit *Talpa europaea* zugeordnet. Sie haben die charakteristische mesiolinguale Rinne und ein schwaches Labialcingulum.

Die P^4 gleichen morphologisch weitgehend jenen der rezenten *Talpa*, haben aber ein markantes, umlaufendes Cingulum.

Beim einzigen M^1 sind Parastyl und Metaconid abgebrochen. M^1 und M^2 sind nur kleiner als bei der rezenten *Talpa europaea*.

Die M^3 müssen bei den 116 kleinen M^3 stecken, die sich nicht sicher den kleinen Talpiden zuordnen lassen.

Bei zwei weiteren, caudal eingebetteten Humeri ist das Proximalende abgebrochen. Sie stimmen morphologisch mit *Talpa minuta* überein. 30 unspezifische Humerusfragmente (SMNS 45159) variieren in der Stärke des Corpus humeri zwischen 2,1 und 2,5 mm. Bei allen fehlt das Proximalende und das Tub. teres, meist ist auch das Distalende beschädigt. Die meisten davon dürften ebenfalls hierher gehören, die besonders schlanken wahrscheinlich zu *Paratalpa meyeri*.

Differentialdiagnosen

Talpa tenuidentata kann nur mit *Talpa minuta* vewechselt werden. Von dieser Art unterscheidet sie sich durch:

- die kleineren, vor allem schlankeren Zähne und die dadurch mehr schneidenden P inf.;
- den geringeren Größenunterschied zwischen P_1 und P_4;
- das unter der Vorderwurzel des M_2 liegende aborale For. mentale;
- das stets vorhandene Metacristid der M_2.

Diskussion

Typuslokalität von *Talpa minuta* ist Sansan. Die bislang ältesten Funde dieser Art stammen aus Vieux Collonges (MEIN 1958: 31).

STORCH (1989: 341) bestimmte ein Unterkieferbruchstück mit P_1 und P_3–P_4 von Budenheim als cf. *Talpa minuta* und drei Humeri von Budenheim oder Heßler als *Talpa minuta*. Die P inf. sind deutlich breiter als bei *Talpa tenuidentata* und passen besser zu *T. minuta*. Anhand der Humeri sind Talpiden-Arten nur bei entsprechenden Größenunterschieden zu bestimmen. Jener von *T. tenuidentata* ist zwar etwas größer als bei *T. minuta* von Sansan. In La Grive und Vieux Collonges gibt es aber ähnlich große Exemplare (Baudelot 1972, Tab. 12). Im Grazilitätsindex (Indice huméral bei Baudelot, Bp × 100% L) liegt der einzige intakte Humerus

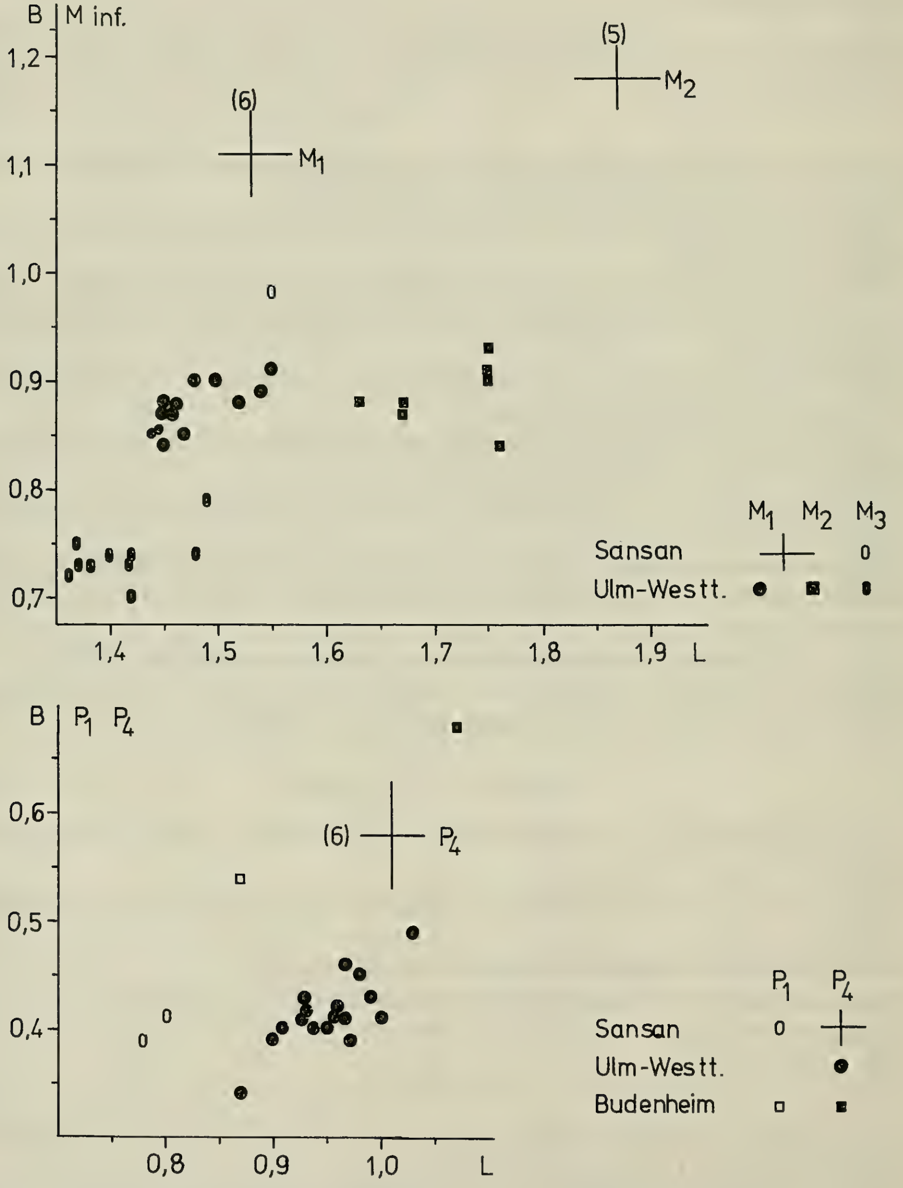


Abb. 7. *Talpa*, Längen-/Breiten-Diagramme für die P_1, P_4 und M_1–M_3.
Sansan: *Talpa minuta*, nach Werten aus Baudelot (1972: 143).
Budenheim: cf. *Talpa minuta*.
Ulm-Westtangente: *Talpa tenuidentata*.

von *T. tenuidentata* mit einem Wert von 73,3 in der Variationsbreite der entsprechenden Werte von Sansan und La Grive. Die beiden vollständigen Stücke aus Budenheim sind mit Werten von 75 und 77 etwas robuster. *Talpa tenuidentata* ist als Ahnform von *Talpa minuta* denkbar und die Entwicklungslinie *T. tenuidentata* – *T. minuta* – *T. europaea* ist durchaus möglich.

Tribus Scalopini DOBSON 1883

Gattung *Hugueneya* HOEK OSTENDE 1989

?*Hugueneya* cf. *primitiva* (HUTCHISON 1974)

Taf. 11, Fig. 1, 3–5; Abb. 8

Material (Maße siehe Tab. 9, Abb. 8)
Eggingen-Mittelhart 1
BSP 1983 XXII 1, 3, 13, 17, 18, 481, 490, 492–494, 507, 508
12 Einzelzähne (Nr. 1–18 Belege zu HOEK OSTENDE 1989: 16 ff., Nr. 13–18 dort *Paratalpa*).
SMNS 44482 A3, C3–C6, D3–D4, E3, K3–K4, L3–L4, M3–M7, N3–N9
24 Einzelzähne (außer C6 Orig. zu HOEK OSTENDE 1989: 16 ff., Taf. 2/5–6; Taf. 3/1–4).
Egg.-Mh. 1/ 193–197 (Coll. WANNEMACHER)
5 Einzelzähne.
Eggingen-Mittelhart 2: SMNS
44722 A1–A8, B4, C1, D1, D3, D5, E1, E5, G1, F5, F6
18 Einzelzähne (Orig. zu HOEK OSTENDE 1989: 16 ff., Taf. 3/5).
44822 12 Einzelzähne.
Eggingen-Erdbeerhecke: SMNS
45162 P_4-Fragment dext.

Vergleichsmaterial: *Hugueneya primitiva*
Eggingen (= Eckingen): BSP 1881 IX
523 Unterkiefer dext. mit I_1–I_2, P_1–P_3, M_1–M_3, Holotypus, labial in Sediment eingebettet (Orig. SCHLOSSER 1887, Taf. 3/51; HUTCHISON 1974: 228 ff., Taf. 39/1).
524 Humerus und Metacarpale dext. (Orig. SCHLOSSER 1887, Taf. 4/3; HUTCHISON 1974: 228 ff., Abb. 21–22).

Eselsberg: BSP 1881 IX
522 Unterkiefer dext. mit M_1–M_3, labial in Sediment eingebettet (Orig. SCHLOSSER 1887, Taf. 3/44; HUTCHISON 1974: 229, Abb. 20).

Haslach: BSP 1881 IX
525 25 Humerusbruchstücke (Belege zu HUTCHISON 1974: 229 ff.).

Die meisten Stücke von Eggingen-Mittelhart 1+2 wurden bereits von HOEK OSTENDE (1989) bearbeitet. Damals stand nicht das gesamte Material zur Verfügung. Nach Abschluß der Auslesearbeiten konnten noch einige Zähne sowie jene aus der Coll. WANNEMACHER und ein P_4-Fragment von Egg.-Erdbeerhecke hinzugefügt werden. Die Funde wurden von HOEK OSTENDE (l. c.) hinreichend charakterisiert. Die Maße der P_4 und M inf. sind in Abb. 8 vergleichend dargestellt. An dieser Stelle soll vielmehr die Gattungszugehörigkeit diskutiert werden.

HUTCHISON (1974: 228 ff.) beschrieb, basierend auf einem Teil des Materials von *Talpa meyeri* SCHLOSSER von Eggingen, *Proscapanus primitivus*. Zum Holotypus, einem Unterkiefer, ordnete er einen scalopinen Humerus, der ebenfalls aus Eggingen stammt. HOEK OSTENDE legt besonderes Gewicht auf die odontologischen Unterschiede der Art *primitivus* zur Typusspezies von *Proscapanus, Proscapanus sansaniensis*, und begründet mit ihr ein neues Genus, *Hugueneya*. Er meldet auch Zweifel an der von HUTCHISON vorgenommenen Assoziation Gebiß – Humerus an. Im Naturhistorischen Museum Basel fand er Humeri aus der Fauna von Coderet, die dem *primitivus*-Humerus von Eggingen sehr ähnlich sind und bemerkt, daß in Coderet *Geotrypus* der einzige Talpide mit speziellen Anpassungen an die grabende Lebensweise sei. Angesichts der geringen Fundzahl in Eggingen ist die von HUTCHISON vorgeschlagene Kombination zwar nicht zwingend, ich sehe aber keine überzeugende Alternative dazu. Eggingen ist Typuslokalität von *Proscapanus primitivus* und von *Paratalpa* (= *Teutonotalpa*) *meyeri*, beide ursprünglich von SCHLOSSER (1887) als *Talpa meyeri* beschrieben. Daß der scalopine Humerus zur dortigen *Paratalpa* gehört, die eher ein desmanines Gebiß hat, ist auszuschließen. In der Fauna von Ulm-Westtangente ist ein viel schlankerer Humerus mit einem Gebiß von *Paratalpa* (= *Teutonotalpa*) zwingend assoziiert.

HUTCHISON ordnet 25 Humerusfragmente aus der Haslacher Fauna *Proscapanus primitivus* zu. Er kannte nur das in München verwahrte Material.

Von HUTCHISON berücksichtigte Haslacher Talpiden der BSP sind:

Asthenoscapter n. sp. (= *Talpa brachychir* SCHLOSSER), 1 Unterkiefer;
Proscapanus primitivus, 25 Humerusfragmente.

Von HUTCHISON nicht berücksichtigte Haslacher Talpiden des SMNS sind:

Asthenoscapter n. sp. (= *Talpa meyeri* SCHLOSSER), 1 Unterkiefer, invers abgebildet in SCHLOSSER (1887, Taf. 3/59).

Paratalpa (= *Teutonotalpa*) *meyeri* (= *Oxygomphius simplicidens* H. v. MEYER = *Talpa meyeri* SCHLOSSER), 1 Unterkiefer, invers abgebildet in SCHLOSSER (1887, Taf. 3/48), ein weiterer Unterkiefer.

Geotrypus montisasini n. sp., 1 Humerus mit Ulna und Radius in JÄGER (1850: 822, Taf. 72/61) als „Maulwurf" erwähnt und abgebildet.

Würde man nur die Haslacher Fauna kennen, so wäre die Assoziation der 25 Humerusfragmente mit den Unterkiefern von *Paratalpa* (= *Teutonotalpa*) naheliegend. Sie würden auch größenmäßig zusammenpassen. Für die *Asthenoscapter*-Kiefer kommen die Humeri nicht in Frage. Ebenso ist die Kombination des *Geotrypus*-Humerus mit den *Teutonotalpa*-Kiefern aufgrund unpassender Größenverhältnisse und weil man das Gebiß von *Geotrypus* kennt, auszuschließen. Die naheliegende Assoziation ist aber aufgrund des in situ-Fundes in Ulm-Westtangente sicher auszuschließen. Es bleibt also als Faktum, daß es für die 25 Humeri von Haslach keine Gebißreste, und für die zwei dortigen *Teutonotalpa*-Unterkiefer keine Humeri gibt. Da es zu der von HUTCHISON vorgeschlagenen Assoziation keine bessere Alternative gibt, bin ich für deren Beibehaltung. Die Art *primitivus* weicht in der Molarenmorphologie stark von *Proscapanus sansaniensis* und von *Pr. intercedens* ab, so daß die von HOEK OSTENDE vorgenommene generische Abtrennung möglich und der gültige Name *Hugueneya primitiva* ist.

Ich kann mir aber nicht vorstellen, daß *Hugueneya primitiva* von Eggingen und die von HOEK OSTENDE dieser Art zugeordneten Stücke aus den oberoligozänen Faunen von Egg.-Mittelhart 1+2 tatsächlich der gleichen Art angehören. Der P_4 ist bei den älteren Formen stets länger als 1,6 mm. Beim Typus von Eggingen ist diese Zahnposition zwar nicht belegt, die Alveole bietet aber nur Platz für einen P_4, der höchstens 1,2 mm lang ist. Bei *Hugueneya* aff. *primitiva* von Ulm-Uniklinik und vom Fort Eselsberg sind die P_4 deutlich kleiner als jene von Eggingen-Mittelhart. Die Molaren sind auch deutlich breiter und gedrungener als beim Typus aus Eggingen.

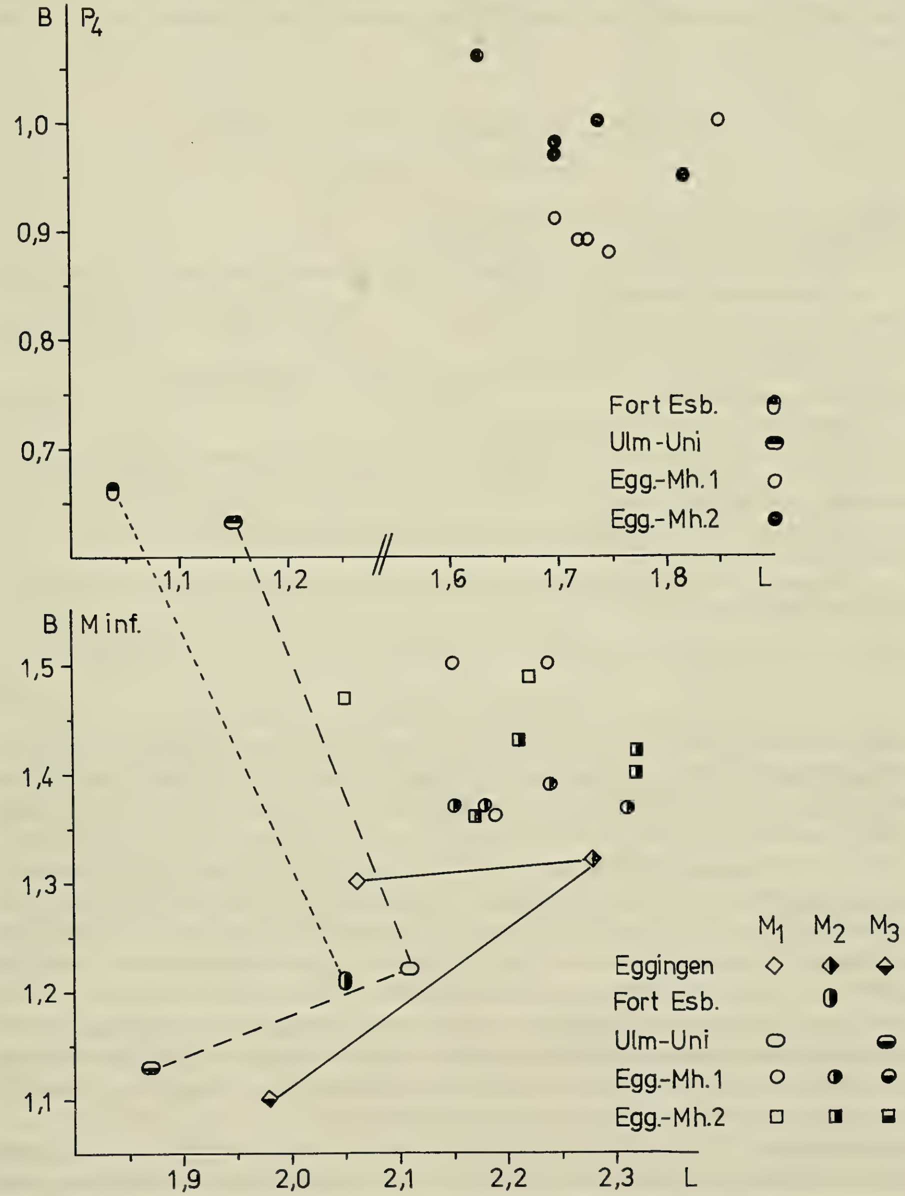


Abb. 8. *Hugueneya*, Längen-/Breiten-Diagramme für die P_4 und M_1-M_3.
Eggingen: *Hugueneya primitiva*.
Ulm-Uniklinik, Fort Eselsberg: *Hugueneya* aff. *primitiva*.
Eggingen-Mittelhart 1+2: ?*Hugueneya* cf. *primitiva*.

Die Exemplare aus Egg.-Mittelhart 1+2 und das P_4-Bruchstück von Egg.-Erdbeerhecke können, wenn überhaupt auf *Hugueneya*, allenfalls auf ?*Hugueneya* cf. *primitiva* bezogen werden. Da nur wenige isolierte Zähne vorliegen, gäbe es ohnehin nicht genügend Merkmale, um eine neue Art hinreichend zu charakterisieren. Auf jeden Fall sind die Affinitäten zwischen der untermiozänen *Hugueneya* von Eggingen, Ulm-Uniklinik und vom Fort Eselsberg und dem jüngeren *Proscapanus* größer als zwischen *Hugueneya* und den dieser Gattung zugeordneten Funden von Eggingen-Mittelhart 1+2.

Hugueneya aff. *primitiva* (HUTCHISON 1974)

Taf. 11, Fig. 6–10; Abb. 8

Material (Maße siehe Tab. 9 und Abb. 8)
Ulm-Uniklinik: SMNS 42819
Unterkiefer sin. mit P_3–M_3, zwischen M_1/M_2 auseinandergebrochen, mit Lingualseite in Sediment eingebettet.
Maße: P_3 0,77 × 0,54 P_4 1,15 × 0,63 M_1 2,11 × 1,22 M_2 ca. 2,16 × – M_3 1,87 × 1,13.
Ulm-Westtangente: SMNS 45183.1–3
1. P^4 sin. > 1,78 × 1,44 2. P^4 dext. 1,97 × 1,52 3. P^4 dext. 1,96 × –
Fort Eselsberg: SMNS 9861.2
Unterkiefer sin. mit P_4-M_3-Trigonid
Maße: LP_4–M_3-Alveole 6,55 LM_1–M_3-Alveole 5,5 H unter Mitte M_1 (lingual) 2,35 P_4 1,05 × 0,66 M_1 ca. 1,75 × 1,16 M_2 2,05 × 1,21 M_3 – × 0,99
Budenheim/Heßler: SMF 87/16–57
42 Humeri, zum Teil fragmentär (Belege zu STORCH 1988: 342)
Heßler: SMF 2160–2162
2 Humeri, 1 Radius (Orig. STEPHAN-HARTL 1972, Taf. 5/2b, 4b, dort *Talpa meyeri*)
(Maße der Humeri siehe Tab. 9)

Beschreibung

Der zwischen M_1 und M_2 vor der Einbettung zerbrochene Unterkiefer von Ulm-Uniklinik liegt mit der Lingualseite in Sediment. Der M_3 ist leicht disloziert. Das For. mentale liegt unter P_4/M_1. In Occlusalansicht wird der M_2 vom M_1 teilweise verdeckt, so daß die Breite nicht, die Länge nur von labioocclusal zu messen ist.

Der zweiwurzelige, stiftförmige P_3 ist distal leicht beschädigt. Ein Cingulum ist nicht ausgebildet. Am P_4 ist die labiale Kronenbasis zwischen den Wurzeln leicht hochgezogen. Das Labialcingulum ist auf die mesiale Hälfte beschränkt. Eine Metaconidknospe ist nicht vorhanden. Am M_1 reicht das Labialcingulum bis unter das Hypoconid. Die Crista obliqua steigt an und endet lingual von der Mediane. Am M_2 ist ein Labialcingulum nur zwischen Proto- und Hypoconid ausgebildet, das Prä-cingulid ist sehr schwach. Die Crista obliqua zieht weit nach lingual, erreicht aber das markante Metastylid nicht. Der M_3 unterscheidet sich durch das schmalere Talonid und das Fehlen des Hypoconulids vom M_2.

Drei isolierte P^4 von Ulm-Westtangente werden per Ausschluß und aufgrund morphologischer Ähnlichkeit mit dem P^4 von *Proscapanus intercedens* hier zugeordnet. Sie haben ein kleines Parastyl und einen Lingualtalon ohne Innenhügel. Das umlaufende Cingulum ist nur labial unterbrochen.

An der linken Unterkieferhälfte vom Fort Eselsberg sind zwischen P_4 und rostraler Bruchstelle vier Alveolen erhalten. Die Basis des Proc. coronoideus steht mit

Tab. 9. *Hugueneya primitiva,* Maße der Humeri. Meßstrecken siehe Abb. 1.

	n	R	m	s	V
Budenheim/Heßler					
1	16	11,2 –12,3	11,8	0,303	2,57
2	27	2,6 – 3,2	2,93	0,193	6,57
3	16	7,7 – 8,6	8,23	0,270	3,28
4	16	6,2 – 7,2	6,83	0,267	3,91
5	36	2,75– 3,0	3,08	0,120	3,91
6	8	7,3 – 7,7	7,46	0,130	1,75
7	30	5,9 – 6,8	6,45	0,236	3,65
Heßler					
1	1		12,1		
2	2	2,9 – 3,3	3,1		
3	2	8,15– 8,3	8,23		
4	2	6,8 – 6,9	6,85		
5	2	3,1 – 3,15	3,13		
6	1		6,9		
7	1		6,4		
Eggingen					
1	1		13,4		
2	1		3,0		
3	1		9,0		
4	1		7,6		
5	1		3,5		
6	1		8,0		
7	1		7,1		

ca. 75° Neigung auf dem Corpus mandibulae. Das For. mentale liegt unter der Mitte des P_4.

Der stark usierte P_4 ist im Vergleich zu den Molaren auffallend klein. Das kleine Parastyl sowie Prä- und Postcingulid sind erhalten.

Am M_1 sind Paraconid und ein großer Teil des Paracristids abgebrochen. Er ist aber unabhängig davon kleiner als der M_2. Die Crista obliqua zieht zur Mitte der Trigonidrückwand.

Am M_2 ist das Metaconid abgebrochen.

Insgesamt stimmen die Zähne morphometrisch gut mit jenen von Ulm-Uniklinik überein.

Diskussion

Die vorliegenden Exemplare passen in den vergleichbaren Maßen gut zu *Huguenya primitiva* von Eggingen. Bei dieser fällt aber die Crista obliqua zur Mitte der Trigonidrückwand ab und endet kurz davor abrupt. Ein Metastylid ist nicht ausgebildet. Das Präcingulid der M_2 und M_3 ist stärker. Bei *Proscapanus intercedens* von Petersbuch 2 gleichen die M inf. in der weiter linguad reichenden Crista obliqua und im markanten Metastylid der Typusart *Proscapanus sansaniensis.* Die beiden Exemplare von Ulm-Uniklinik und vom Fort Eselsberg nehmen morphologisch eine vermittelnde Stellung zwischen *Hugueneya* von Eggingen und *Proscapanus* von Petersbuch 2 ein. Der M_1 ähnelt durch das Fehlen des Metastylids mehr *H. primitiva,* die beiden letzten Molaren durch das ausgeprägte Metastylid mehr *P. intercedens.* Die beiden Prämolaren weichen durch das schwache bzw. fehlende Cingulum und die fehlende Metaconidknospe am P_4 von der jüngeren Art ab. Da insgesamt mehr Affinitäten zur Form von Eggingen bestehen, soll die Determination *Hugueneya* aff. *primitiva* lauten.

Da die Maxillarbezahnung von *Huguenya primitiva* von Eggingen nicht bekannt ist, können die drei P^4 von Ulm-Westtangente nur per Ausschluß und mit Vorbehalt hier zugeordnet werden. Sie sind aber den P^4 von *Proscapanus intercedens*, den ich für einen nahen Verwandten von *Hugueneya primitiva* halte, recht ähnlich.

Die 42 zum großen Teil fragmentären Humeri von Budenheim/Heßler, von Storch (1988: 342) als *Proscapanus primitivus* bestimmt, stimmen in den wesentlichen Merkmalen, markanter „scalopine ridge" und relativ seichte Fossa brachialis, gut mit dem von Hutchison dieser Art zugeordneten Humerus von Eggingen überein. Gleiches gilt für die beiden Exemplare vom Heßler, die Stephan-Hartl (1972: 29) unter *Talpa meyeri* führt. Sie sind nur alle etwas kleiner, wie die folgende Gegenüberstellung der wichtigsten Maße zeigt (Tab. 9). Für die Humeri von Budenheim und vom Heßler muß daher die Bestimmung *Hugueneya* aff. *primitiva* genügen.

Ergebnisse

Im folgenden soll versucht werden, den Wandel der Talpidenfaunen im hier behandelten stratigraphischen Rahmen vom Oberoligozän bis ins Untermiozän zu skizzieren und die wesentlichen Ergebnisse zusammenzufassen. Die stratigraphische Abfolge der Faunen aus der Ulmer Region basiert auf den Rodentiern (Werner, in Vorbereitung).

Wenn man von den beiden Zähnen von *Eotalpa anglica* aus den Lower Headon Beds der Isle of Wight (HH2, Headon Hill, Sige et al. 1977) absieht, gibt es in Europa keine gesicherten Talpidenfunde vor der Grande Coupure. Sie sind vielmehr im Zuge dieses Faunenschnittes in Europa eingewandert. In den mitteloligozänen Pseudosciuridenfaunen Süddeutschlands ist meist *Myxomygale antiqua* als einziger Talpide in den publizierten Faunenlisten aufgeführt, so in Möhren 19, Möhren 13 und Ronheim 1 (Legendre 1989: 107 f.). In den postgrande-coupuren Pseudosciuridenfaunen von Herrlingen 7, Ehrenstein 8, 10 und 11, die ich selbst kenne, sind meist ein bis zwei Talpidenarten unterscheidbar (Ziegler & Heizmann, im Druck).

Im basalen Oberoligozän setzt dann eine „Radiation" der Talpiden ein. In der überaus reichen Fauna von Ehrenstein 7 sind bereits fünf Arten dieser Insectivorenfamilie nachweisbar. Darunter sind auch alle drei Gattungen vertreten, die auch in der jüngeren Fauna von Coderet vorkommen (Ziegler & Heizmann, im Druck).

Tab. 10. Liste der Talpiden der oberoligozänen Fundstellen der Umgebung von Ulm.

Taxon/Lokalität	Ehr. 4	Egg.-Erd.	Egg.-Mh. 1	Egg.-Mh. 2
Desmanella n. sp.			■	■
Myxomygale aff. *minor*			■	?■
?*Paratalpa* cf. *micheli*	■	■	■	■
Geotrypus ehrensteinensis	●		sp.	
?*Hugueneya* cf. *primitiva*		■	■	■

Fundstellen: Ehrenstein 4, Eggingen-Erdbeerhecke, Eggingen-Mittelhart 1+2
Locus typicus ●

In den hier bearbeiteten Faunen aus dem terminalen Oligozän ist ebenfalls eine Zäsur erkennbar (siehe Tab. 10). Die insgesamt sehr reiche Fauna von Ehrenstein 4, die stratigraphisch im Niveau von Coderet anzusiedeln ist, lieferte nur zwei Talpiden. Mit *Geotrypus* und ?*Paratalpa* sind es Gattungen, die in diesem Niveau zu erwarten sind. Das Fehlen von *Mygatalpa* ist wahrscheinlich auf ökologische Ursachen zurückzuführen. Die im obersten Oligozän bzw. an der Wende zum Untermiozän liegenden Faunen von Eggingen-Mittelhart 1+2 sind mit *Desmanella* um eine moderne Gattung bereichert, die bislang nur im Miozän nachweisbar war. *Myxomygale* aff. *minor* von Eggingen-Mittelhart 1, die wahrscheinlich auch in Eggingen-Mittelhart 2 vorkommt, läßt sich ebenfalls als modernes Faunenelement interpretieren. Die stratigraphisch ältere *Myxomygale antiqua* ist in Süddeutschland nur in mitteloligozänen Faunen nachweisbar. Der Typus stammt aus einer nicht genau datierten Spalte im Quercy, wahrscheinlich mitteloligozänen Alters. In publizierten oberoligozänen Faunen Frankreichs kommt *Myxomygale antiqua* nicht vor (siehe Brunet et al. 1981, Tab. 6). *Myxomygale* aff. *minor* zeigt mehr Affinitäten zur agenischen *M. minor* von Ulm-Westtangente als zu *M. antiqua*. Die Talpidenfaunen von Eggingen-Mittelhart 1+2 liefern ebenfalls Hinweise auf ein jüngeres stratigraphisches Alter als jene von Ehrenstein 4. Die spärlichen Funde von Eggingen-Erdbeerhecke und von Hochheim-Flörsheim sind aus Materialmangel nicht aussagekräftig. Einschränkend gilt hier zu beachten, daß Ehrenstein 4 eine Spaltenfüllung ist, Eggingen-Mitelhart 1+2 dagegen Molassefundstellen sind. Es ist grundsätzlich nicht auszuschließen, daß die unterschiedliche Zusammensetzung der Talpidenfaunen biostratinomische und ökologische Ursachen hat. Die hier angenommene Succession der Faunen beruht aber, wie eingangs erwähnt, auf Nagetieren.

Die Altfunde der agenischen Lokalitäten aus dem Mainzer Kalktertiär Weisenau, Budenheim und Heßler sowie jene aus der Ulmer Region, Tomerdingen, Haslach, Eggingen, „Ulm“ und Fort Eselsberg sind nur bedingt aussagekräftig, da nur wenige Einzelfunde vorliegen.

Die Gattung *Mygalea* ist ein typisch miozänes Faunenelement. Zwischen der Typusspezies *Mygalea antiqua* von Sansan und *Mygalea jaegeri* von den Fundstellen des Oberen Eselsberges bestehen engere Beziehungen als zwischen jeder dieser beiden Arten zu *Mygalea magna* von Budenheim. Bei *Mygatalpa* aff. *arvernensis* von Tomerdingen, bei *Paratalpa brachychir* von Weisenau, Budenheim/Heßler und von Tomerdingen und den anderen Arten dieser Fundstellen basiert die Bestimmung auf den Humeri; Gebißreste wurden vereinzelt zugeordnet. Hier bestehen noch systematische Unsicherheiten, insbesondere hinsichtlich der Abgrenzung der *Paratalpa*-Arten, die nur durch Größe und Wuchsform der Humeri unterscheidbar sind, sich im Gebiß aber gleichen. Ob die hier ausgewiesenen Morphospezies tatsächlich Biospezies repräsentieren, ist sehr ungewiß.

Die außergewöhnlich hohe Diversität der Talpidenfauna von Ulm-Westtangente ist zum Teil auch auf den Individuenreichtum der Gesamtfauna zurückzuführen. Insgesamt liegen weit über 10 000 Wirbeltierreste vor. Die Fauna repräsentiert eine Vielzahl ökologischer Nischen. Die mengenmäßig am besten belegten Arten sind *Myxomygale minor, Paratalpa meyeri* und *Talpa tenuidentata*. Bemerkenswert ist auch, daß in dieser reichen Fauna jene Arten nur sehr spärlich nachgewiesen sind, die in den anderen Faunulae vom Oberen Eselsberg, Ulm-Uniklinik und Fort Eselsberg jeweils die Hälfte der Einzelfunde ausmacht. *Mygalea jaegeri* ist in Ulm-Westtangente zwar sicher, aber nur durch vier Prämolaren vertreten. In Ulm-Uniklinik gibt

Tab. 11. Liste der Talpiden der untermiozänen Fundstellen der Umgebung von Ulm.

Taxon/Lokalität	Tom.	Has.	Egg.	Ulm	Fort Esel.	Ulm-Uni.	Ulm-Westt.
Desmanella n. sp.							■
Asthenoscapter n. sp.		n. sp. 1					n. sp. 2
Mygalea jaegeri				■	■	■	■
Mygatalpa aff. *arvernensis*	■						
Myxomygale minor							●
Paratalpa brachychir	■						
Paratalpa meyeri		■	●				■
Geotrypus tomerdingensis	●						
Geotrypus montisasini	aff.	■					●
Talpa tenuidentata							●
Hugueneya aff. *primitiva*			●		■	■	?■

Fundstellen: Tomerdingen, Haslach, Eggingen, „Ulm“, Fort Eselsberg, Ulm-Uniklinik, Ulm-Westtangente
Locus typicus ●

es nur drei Talpidenkiefer, wovon zwei von einem Individuum auf *Mygalea jaegeri* zu beziehen sind. Die Fauna vom Fort Eselsberg lieferte nur drei Talpidenunterkiefer, zwei davon sind von *Mygalea jaegeri.* Ulm-Uniklinik und Fort Eselsberg liegen topographisch und stratigraphisch etwas höher als Ulm-Westtangente (Heizman et al. 1989). Der nicht genauer lokalisierte *Mygalea*-Fund von „Ulm“ dürfte ebenfalls vom oberen Teil des Oberen Eselsberges sein.

Ebenso verhält es sich mit *Hugueneya* aff. *primitiva* vom Fort Eselsberg und von Ulm-Uniklinik. Diese Form ist in Ulm-Westtangente überhaupt nicht sicher nachzuweisen und nur durch drei P^4 vertreten, die von dieser Art gar nicht bekannt sind. *Hugueneya* aff. *primitiva* vom Fort Eselsberg und von Ulm-Uniklinik zeigt gegenüber dem Typus von Eggingen einige Merkmale, die enge Beziehungen zu *Proscapanus intercedens* von Petersbuch 2 indizieren.

Die hohe Anzahl von acht Talpidenarten ist zwar außergewöhnlich, findet aber eine Parallele in der ebenfalls sehr reichen Fauna von Petersbuch 2, die sieben unterscheidbare Formen lieferte. Dort könnte man noch einwenden, daß es sich um eine Spaltenfüllung handelt, in der verschieden alte Faunen vermischt sind. Ein Einwand, der allerdings leicht zu entkräften wäre. Bei der Fauna von Ulm-Westtangente kann nicht einmal der Verdacht einer Vermischung aufkommen. Die Fossilanreicherung ist eine Grabgemeinschaft, in der Tiere aus verschiedensten Biotopen rasch zusammengeschwemmt wurden. Die Artenvielfalt, wofür in erster Linie biostratinomische Ursachen anzunehmen sind, spiegelt hier also ein vielfältiges Ökosystem wider (siehe dazu Heizmann et al. 1989).

Zu Ende des Ageniums scheinen die meisten Talpiden ausgestorben zu sein. In der reichen orleanischen Fauna von Wintershof-West weist Dehm (1937) nur einige Funde von „*Talpa*“ sp. nach. Ob es sich dabei um eine agenische Art oder um einen frühen Immigranten handelt, kann ich nicht entscheiden, da ich die Funde nicht selbst kenne. Die Humeri dieser „*Talpa*“ sp. dürften aber kaum geeignet sein, diese Frage zu beantworten.

Über den Wandel der Nagerfaunen im Agenium und Orleanium berichtet Fahlbusch (1989: 132 ff.). Er charakterisiert die MN 3-Faunen als Gliriden-Eomyiden-Faunen mit modernen Eomyiden, für die das Fehlen von Cricetiden kennzeichnend

Tab. 12. Liste der Talpiden aus dem Kalktertiär des Mainzer Beckens.

Taxon/Lokalität	Hoch.	Weis.	Bud.	Bud./Heß.	Heß.
Mygalea magna			●		
Paratalpa aff. *micheli*	■				
Paratalpa brachychir		●	■	■	
Hugueneya aff. *primitiva*				■	■

Fundstellen: Hochheim, Weisenau, Budenheim, Heßler
Locus typicus ●

ist. Auch bei den Insectivoren gibt es Parallelen. In Wintershof-West fehlen nicht nur (bis auf einen *Eucricetodon*-Zahn) Cricetiden, sondern auch die Erinaceiden. Die dortigen Dimyliden sind moderner als die agenischen, ebenso die Didelphiden. Auch die Spitzmäuse von Wintershof-West sind entweder evoluierte Descendenten der agenischen Formen, z. B. *Heterosorex neumayrianus subsequens*, oder neu hinzugekommene Formen, die von den agenischen nicht abzuleiten sind. Die Talpidenfauna ist im basalen Orleanium durch eine extreme Verarmung gekennzeichnet.

Nicht alle agenischen Formen sind aber ausgestorben. Manche sind nur regional oder lokal verschwunden, so z. B. *Mygalea jaegeri*. Diese Art ist in den agenischen Faunen vom Oberen Eselsberg vertreten. In den Faunen des größten Teils des Orleaniums gibt es sie in Süddeutschland nicht. Im Niveau von Viehhausen, im obersten Orleanium, ist sie offensichtlich aus ihrem Ursprungsgebiet weitgehend unverändert wieder immigriert.

In der spärlichen Talpidenfauna von Stubersheim 3 (MN 3b) sind zwei Immigranten sicher nachweisbar. *Desmanella* aff. *engesseri* und *Myxomygale hutchisoni* zeigen enge Beziehungen zu den entsprechenden Arten von Petersbuch 2 (MN 4a). *Geotrypus* sp. ist nicht mit den oberoligozänen und agenischen Arten zu identifizieren und wahrscheinlich ebenfalls ein Immigrant. Bei *Paratalpa/Desmanodon*, die nur durch Humeri sicher zu unterscheiden sind, ist nicht zu entscheiden, ob die Zähne einen agenischen Superstiten oder einen frühen orleanischen Immigranten repräsentieren. Die insgesamt nur 14 Zähne umfassende Talpidenfauna von Stubersheim 3 erlaubt immerhin die stratigraphische Einstufung zwischen die Niveaus von Wintershof-West und Petersbuch 2, wie sie an anderen Insectivorengruppen ermittelt wurde, zu verifizieren (ZIEGLER 1989, 1990).

Es bleiben eine Reihe systematischer Probleme bestehen. Die Einziehung der Gattung *Teutonotalpa* scheint mir aus sachlichen und pragmatischen Gründen gerechtfertigt. Es wäre natürlich wünschenswert, an der Typuslokalität die Assoziation Humerus – Gebiß und damit die Berechtigung des Artnamens *Paratalpa meyeri* belegen zu können. Von den klassischen Fundstellen Tomerdingen, Haslach und Eggingen sind aber auch für die Zukunft keine neuen Funde zu erwarten, die zur Klärung mancher systematischer Probleme nötig wären.

Tab. 13. Liste der Talpiden von Stubersheim 3.

Desmanella aff. *engesseri*
Myxomygale hutchisoni
Paratalpa meyeri vel *Desmanodon antiquus*
Geotrypus sp.

Literatur

BAUDELOT, S. (1972): Etude des Chiroptères, Insectivores et Rongeurs du Miocène de Sansan (Gers). – Thèse Université Toulouse, **496**: 396 + XVI S., 90 Abb., 32 Tab., 16 Taf.; Toulouse.

BRUNET, M., HUGUENEY, M. & JEHENNE, Y. (1981): Cournon-Les Souméroux: Un nouveau site à vertébrés d'Auvergne; sa place parmi les faunes de l'Oligocène supérieur d'Europe. – Géobios, **14/3**: 323–359, 71 Abb., 10 Tab.; Lyon.

CAMPBELL, B. (1939): The shoulder anatomy of the moles. A study in phylogeny and adaption. – Amer. J. Anat., **64/1**: 1–39, 62 Abb.; Philadelphia/Pa.

CROCHET, J.-Y. (1974): Les Insectivores des Phosphorites du Quercy. – Palaeovertebrata, **6/1–2**: 109–159, 14 Abb., 7 Tab., 1 Taf.; Montpellier.

DEHM, R. (1937): Neue tertiäre Spaltenfüllungen im südlichen Fränkischen Jura. – Zbl. Miner. etc., Abt. B, **1937/9**: 349–369; Stuttgart.

DIENEMANN, A. (1987): Die Gattungen *Eucricetodon* und *Pseudocricetodon* (Rodentia, Mammalia) aus dem Oligozän Süddeutschlands. – Abh. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., N. F. **165**: 158 S., 52 Abb., 13 Tab., 6 Taf.; München.

DOUKAS, C. S. (1986): The mammals from the Lower Miocene of Aliveri (Island of Evia, Greece). Part 5. The insectivores. – Proc. Kon. Nederl. Akad. Wetensch., B **89/1**: 15–38, 6 Abb., 4 Taf.; Amsterdam.

ENGESSER, B. (1972): Die obermiozäne Säugetierfauna von Anwil (Baselland). – Tätigkeitsber. Naturforsch. Ges. Baselland, **28**: 35–363, 134 Abb., 6 Tab., 38 Diagr., 6 Taf.; Liestal.

– (1980): Insectivora und Chiroptera (Mammalia) aus dem Neogen der Türkei. – Schweizer Paläont. Abh., **102**: 45–149, 76 Abb., 8 Tab.; Basel.

FAHLBUSCH, V. (1976): Report on the International Symposium on mammalian stratigraphy of the European Tertiary. – Newsl. Stratigr., **5/2/3**: 160–167, 1 Tab.; Berlin, Stuttgart.

– (1981): Miozän und Pliozän – Was ist was? Zur Gliederung des Jungtertiärs in Süddeutschland. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **21**: 121–127, 1 Tab.; München.

– (1989): European Neogene Rodent Assemblages in Response to Evolutionary, Biogeographic and Ecologic Factors. – *In:* BLACK, C. C. & DAWSON, M. R. (Eds.): Papers on Fossil Rodents. In Honor of Albert Elmer Wood. – Natur. Hist. Mus. Los Angeles County, Science Ser., **33**: 129–138, 1 Abb.; Los Angeles/California.

FILHOL, H. (1890): Etudes sur les Mammifères fossiles de Sansan. – Ann. Sci. Géol., **21**: 1–305; Paris.

HEIZMANN, E. P. J., BLOOS, G., BÖTTCHER, R., WERNER, J. & ZIEGLER, R. (1989): Ulm-Westtangente und Ulm-Uniklinik: Zwei neue Wirbeltier-Faunen aus der Unteren Süßwasser-Molasse (Untermiozän) von Ulm (Baden-Württemberg). – Stuttgarter Beitr., Naturk., B, **153**: 14 S., 6 Abb.; Stuttgart.

HOEK OSTENDE, L. W. VAN DEN (1989): The Talpidae (Insectivora, Mammalia) of Eggingen-Mittelhart (Baden-Württemberg, F. R. G.) with special reference to the *Paratalpa – Desmanodon* lineage. – Stuttgarter Beitr., Naturk., B, **152**: 29 S., 8 Abb., 4 Tab., 4 Taf.; Stuttgart.

HUGUENEY, M. (1972): Les Talpidés (Mammalia, Insectivora) de Coderet-Bransat (Allier) et l'évolution de cette famille au cours de l'Oligocène supérieur et du Miocène inférieur d'Europe. – Doc. Lab. geol. Fac. Sci. Lyon, Notes Mém., **50**: 1–81, 43 Abb., 10 Tab.; Lyon.

– (1974): Gisements de Petits Mammifères dans la région de Saint-Gérand-le Puy (Stratigraphie relative). – Rev. Sci. Bourbonnais, **1974**: 52–68, 7 Abb.; Moulins.

HUGUENEY, M. & GUERIN, C. (1981): La faune de mammifères de l'Oligocène moyen de Saint-Menoux (Allier). 2^{e} partie: Marsupiaux, chiroptères, insectivores, carnivores, périssodactyles, artiodactyles (Mammalia). – Rev. sci. Bourbonnais, **1981**: 52–71, 15 Abb.; Moulins.

HUTCHISON, J. H. (1968): Fossil Talpidae (Insectivora, Mammalia) from the later Tertiary of Oregon. – Bull. Mus. natur. Hist. Univ. Oregon, **11**: 1–117, 98 Abb., 28 Tab.; Eugene/Or.

– (1974): Notes on type specimens of European Miocene Talpidae and a tentative classification of Old World Tertiary Talpidae (Insectivora: Mammalia). – Geobios, 7/3: 211–256, 24 Abb., 7 Tab., Taf. 37–39; Lyon.

Jäger, G. F. (1850): Übersicht der fossilen Säugethiere, welche in Württemberg in verschiedenen Formationen aufgefunden worden sind, und nähere Beschreibung und Abbildung einzelner derselben. – Nova Acta Acad. Naturae Curiosorum, 22/2: 765–934, Taf. 68–72; Breslau und Bonn.

Lavocat, R. (1951): Révision de la faune des Mammifères oligocènes d'Auvergne et du Velay. 153 S., 26 Taf.; Paris (Sciences et Avenir).

Legendre, S. (1989): Les communautés de mammifères du Paléogène (Eocène supérieur et Oligocène) d'Europe occidental: structures, milieux et évolution. – Münchner Geowiss. Abh., A, **16**: 1–110, 49 Abb., 6 Tab., 6 Annexe; München.

Mein, P. (1958): Les mammifères de la faune sidérolithique de Vieux-Collonges. – Nouv. Arch. Mus. Hist. Natur. Lyon, **5**: 122 S., 172 Abb.; Lyon.

– (1975): Résultats du Groupe de Travail des Vertébrés. – Report on Activity of the R. C. M. N. S. Working Groups (1971–1975): 78–81, 1 Tab.; Bratislava.

Meyer, H. v. (1859): Mittheilungen an Professor Bronn. – N. Jb. Min. Geol. Pal.: 172–177; Stuttgart.

Rümke, C. G. (1985): A review of fossil and recent Desmaninae (Talpidae, Insectivora). – Utrecht micropaleont. Bull., spec. publ. **4**: 1–241, 86 Abb., 29 Tab., 4 Taf.; Utrecht.

Schlosser, M. (1887): Die Affen, Lemuren, Chiropteren, Insektivoren, Marsupialier, Creodonten und Carnivoren des Europäischen Tertiärs und deren Beziehungen zu ihren lebenden und fossilen außereuropäischen Verwandten. I. Theil. – Beitr. Paläont. Österr.-Ungarns u. d. Orients, **6/1+2**: 1–224, Taf. 1–14; Wien.

Schmidt-Kittler, N. (1987, ed.): International Symposium on Mammalian Biostratigraphy and Paleoecology of the European Paleogene – Mainz, February 18th–21st 1987. – Münchner Geowiss. Abh., A, **10**: 1–313, 111 Abb., 32 Tab., 13 Taf.; München.

Schötz, M. (1989): Die *Plesiosorex*-Funde aus der Kiesgrube Maßendorf (Obere Süßwassermolasse Niederbayerns). – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **29**: 141–157, 9 Abb.; München.

Schreuder, A. (1940): A revision of the fossil water-moles (Desmaninae). – Arch. néerland. Zool., **4**: 201–333, 100 Abb., 6 Tab., 1 Kt., 11 Taf.; Leiden.

Seemann, I. (1938): Die Insektenfresser, Fledermäuse und Nager aus der obermiocänen Braunkohle von Viehhausen bei Regensburg. – Palaeontographica, A, **89**: 56 S., 35 Abb., Taf. 1; Stuttgart.

Sige, B., Crochet, J.-Y. & Insole, A. (1977): Les plus vieilles taupes. – Géobios, Mém. spec., **1**: 141–157, 2 Taf.; Lyon.

Stephan-Hartl, R. (1972): Die altmiozäne Säugetierfauna des Nordbassin und der Niederräder Schleusenkammer (Frankfurt/M., Hessen) und ihre stratigraphische Stellung. – Abh. hess. Landesamt Bodenforsch., **64**: 97 S., 16 Abb., 11 Tab., 24 Taf.; Wiesbaden.

Storch, G. (1988): Insectivora (Mammalia) aus dem Kalktertiär (Ober-Oligozän – Unter-Miozän) des Mainzer Beckens. – Geol. Jb., A, **110**: 337–343, 1 Abb.; Hannover.

Storch, G. & Qiu, Z. (1983): The Neogene mammalian faunas of Ertemte and Harr Obo in Inner Mongolia (Nei Mongol), China. – 2. Moles – Insectivora: Talpidae. – Senckenbergiana lethaea, **64**: 89–127, 43 Abb., 12 Tab., 2 Taf.; Frankfurt a. M.

Stromer, E. (1928): Wirbeltiere im obermiozänen Flinz Münchens. – Abh. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl., N. F., **32/1**: 71 S., 3 Taf.; München.

– (1940): Die jungtertiäre Fauna des Flinzes und des Schweiß-Sandes von München. Nachträge und Berichtigungen. – Abh. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl., N. F., **48**: 102 S., 2 Abb., 3 Taf.; München.

Tobien, H. (1939): Die Insektenfresser und Nagetiere aus der aquitanen Spaltenfüllung bei Tomerdingen (Ulmer Alb). – Ber. Naturforsch. Ges. Freiburg, **36**: 159–180, 1 Taf.; Naumburg.

Valen, L. van (1967): New Paleocene insectivores and insectivore classification. – Bull. amer. Mus. nat. Hist., **135/5**: 217–284, 7 Abb., 7 Tab.; New York/N. Y.

Viret, J. (1929): Les faunes de Mammifères de l'Oligocène supérieur de la Limagne Bourbonnaise. – Ann. Univ. Lyon., N. S. I, **47**: 328 S., 32 Taf.; Lyon.

WERNER, J. (in Vorbereitung): Beiträge zur Biostratigraphie der Unteren Süßwasser-Molasse Süddeutschlands. Rodentia und Lagomorpha (Mammalia) aus den Fundstellen der Ulmer Gegend.

WILSON, R. W. (1960): Early Miocene rodents and insectivores from North Eastern Colorado. – Paleont. Contr. Univ. Kansas, Vertebrata, Art. 7: 1–92, 131 Abb.; Lawrence/Kan.

ZIEGLER, A. C. (1971): Dental homologies and possible relationships of recent Talpidae. – J. Mamm., **52**/1: 50–68, 4 Abb.; Lawrence/Kan.

ZIEGLER, R. (1985): Talpiden (Mammalia, Insectivora) aus dem Orleanium und Astaracium Bayerns. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **25**: 131–175, 16 Abb., 6 Taf.; München.

– (1989): Heterosoricidae und Soricidae (Insectivora, Mammalia) aus dem Oberoligozän und Untermiozän Süddeutschlands. – Stuttgarter Beitr. Natur., B, **154**: 73 S., 9 Abb., 6 Tab., 6 Taf.; Stuttgart.

– (1990): Didelphidae, Erinaceidae, Metacodontidae und Dimylidae (Mammalia) aus dem Oberoligozän und Untermiozän Süddeutschlands. – Stuttgarter Beitr., Naturk., B, **158**: 99 S., 6 Abb., 7 Tab., 11 Taf.; Stuttgart.

ZIEGLER, R. & FAHLBUSCH, V. (1986): Kleinsäuger-Faunen aus der basalen Oberen Süßwasser-Molasse Niederbayerns. – Zitteliana, **14**: 3–80, 31 Abb., 17 Tab., 10 Taf.; München.

ZIEGLER, R. & HEIZMANN, E. P. J. (im Druck): Oligozäne Säugetierfaunen aus den Spaltenfüllungen von Lautern, Herrlingen und Ehrenstein bei Ulm (Baden-Württemberg). – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, 171; Stuttgart.

Anschrift des Verfassers:

Dr. R. Ziegler, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1.

Nachtrag

Während der Drucklegung der Arbeit schenkte Herr R. WANNEMACHER das Unterkieferbruchstück von *Asthenoscapter* n. sp. 2 (Coll. WANNEMACHER, UW 3) von Ulm-Westtangente dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart. Wir danken dafür. Das auf Tafel 1, Fig. 10 abgebildete Exemplar wird jetzt am SMNS unter der Inventarnummer 45361 aufbewahrt. Herr WANNEMACHER teilte mir mit, daß das Stück nicht aus der eigentlichen Fundschicht von Ulm-Westtangente stammt, sondern gut einen Meter im Hangenden davon. *Asthenoscapter* n. sp. 2 gehört somit nicht zur Faunengemeinschaft von Ulm-Westtangente. Die Anzahl der Talpidenarten verringert sich dadurch auf sieben. *Asthenoscapter* n. sp. 2 müßte in Tab. 11 in einer eigenen Spalte geführt werden.

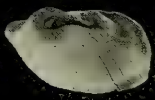
Tafel 1

Desmanella n. sp., Ulm-Westtangente

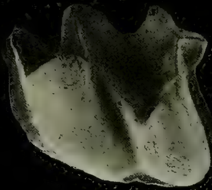
Fig. 1. P_4 sin., occlusal; SMNS 45150 L14. – Ca. ×20.
Fig. 2. P_4 dext., labial; SMNS 45150 L1. – Ca. ×20.
Fig. 3. M_1 sin., occlusal; SMNS 45150 A4. – Ca. ×20.
Fig. 4. M_1 sin., labial; SMNS 45150 A2. c Ca. ×20.
Fig. 5. M_2 sin., occlusal; SMNS 45150 C3. – Ca. ×20.
Fig. 6. M_2 sin., labial; SMNS 45150 C1. – Ca. ×20.
Fig. 7. P^4 dext., occlusal; SMNS 45150 F1. – Ca. ×20.
Fig. 8. M^1 dext., occlusal; SMNS 45150 H1. – Ca. ×20.
Fig. 9. M^2 sin., occlusal; SMNS 45150 I1. – Ca. ×20.

Asthenoscapter n. sp. 2, Ulm-Westtangente

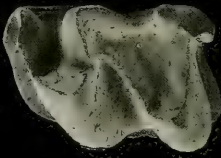
Fig. 10. Unterkieferfragm. sin. mit P_1–M_3, a. occlusal, b. labial; Coll. WANNEMACHER, UW 3. – Ca. ×10.



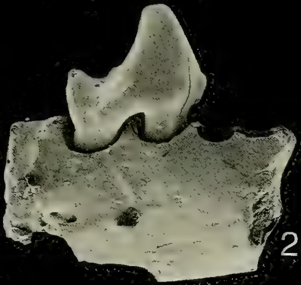
1



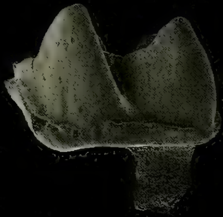
3



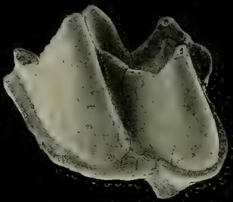
5



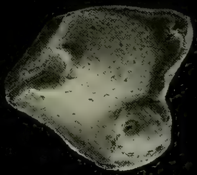
2



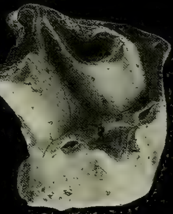
4



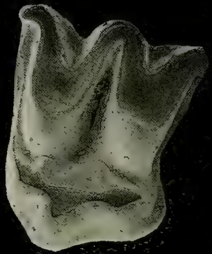
6



7

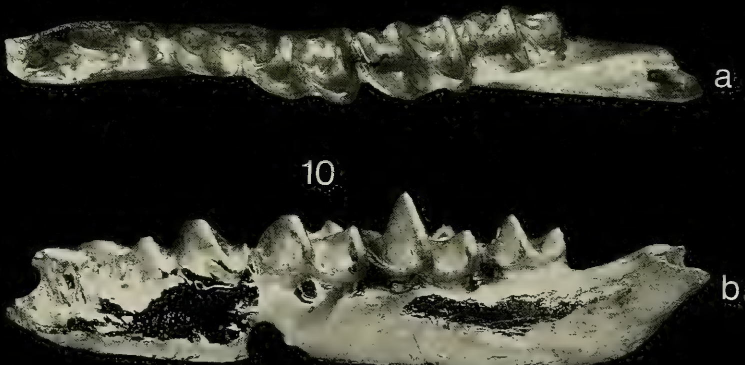


8



9

10



Tafel 2

Mygalea magna n. sp., Budenheim oder Heßler

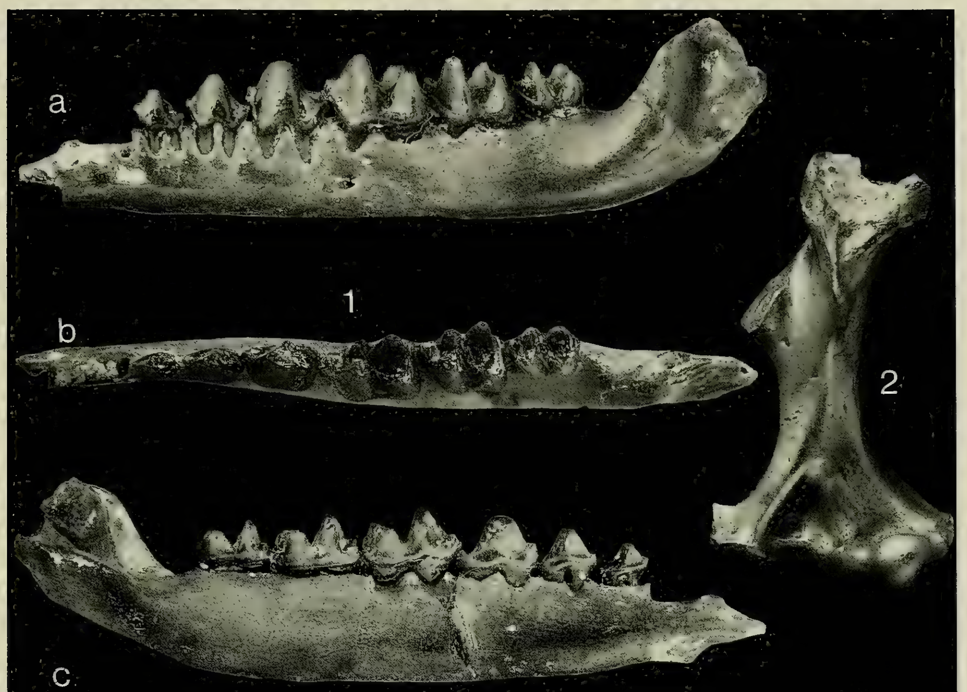
Fig. 1. Unterkieferfragm. sin. mit Alveolen von I_1-P_1, P_2-M_3, Holotypus.
a. labial, b. occlusal, c. lingual; SMF 87/7. – Ca. ×5.

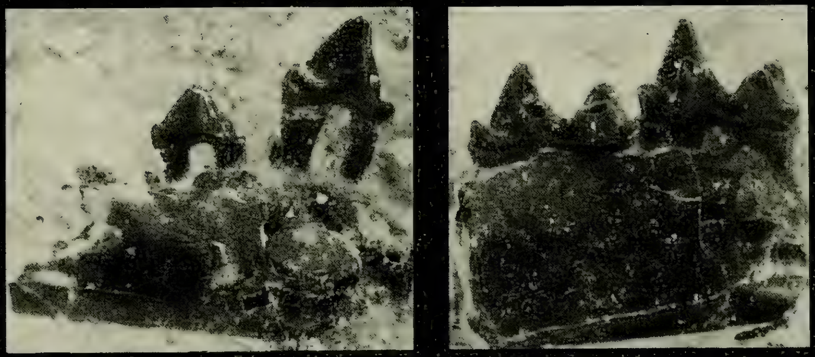
Fig. 2. Humerus sin., cranial, SMF 87/9. – Ca. ×5.

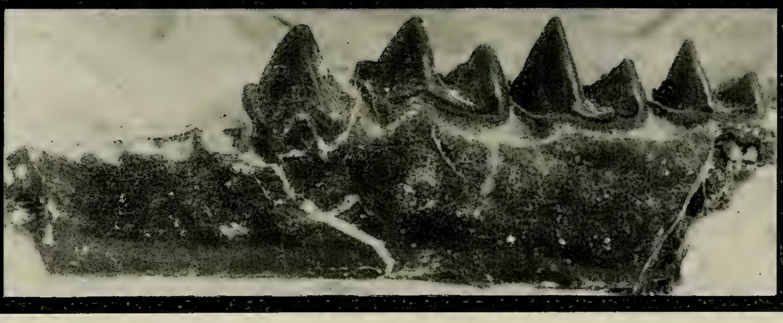
Mygalea jaegeri (Seemann), Ulm-Uniklinik

Fig. 3. Unterkieferfragm. dext. mit P_3-M_2, lingual, zwischen P_4/M_1 zerbrochen; SMNS 43279.

Fig. 4. Unterkieferfragm. sin. mit P_4-M_3, labial; SMNS 43279.
Fig. 3 und 4 von einem Individuum. – Ca. ×10.


a
1
b
2
c


3


4

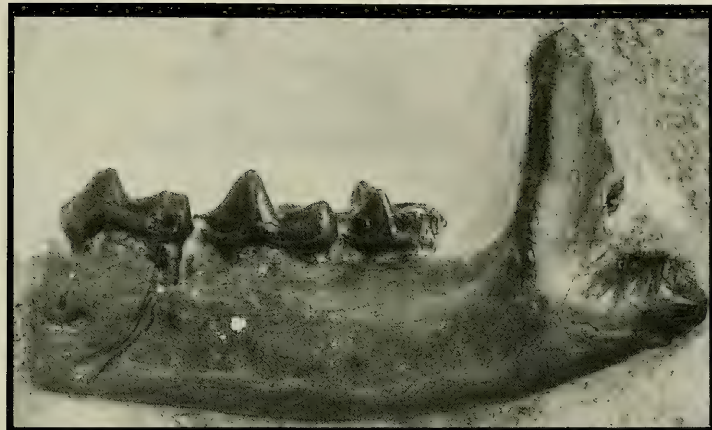
Tafel 3

Mygalea jaegeri (Seemann), Fort Eselsberg
Fig. 1. Unterkieferfragm. sin. mit M_1–M_3, labial; SMNS 44808. – Ca. ×10.

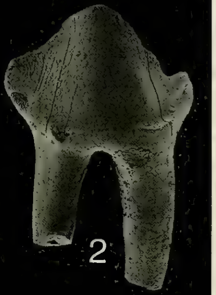
Mygalea jaegeri (Seemann), Ulm-Westtangente
Fig. 2. P_3 sin., labial; SMNS 44817.1. – Ca. ×20.
Fig. 3. P_4 sin., labial; SMNS 44817.2. – Ca. ×20.
Fig. 4. P^4 dext., labial; SMNS 44817.3. – Ca. ×20.

Mygatalpa aff. *arvernensis* Schreuder, Tomerdingen
Fig. 5. Humerus dext., a. cranial, b. caudal; SMNS 45170. – Ca. ×5.

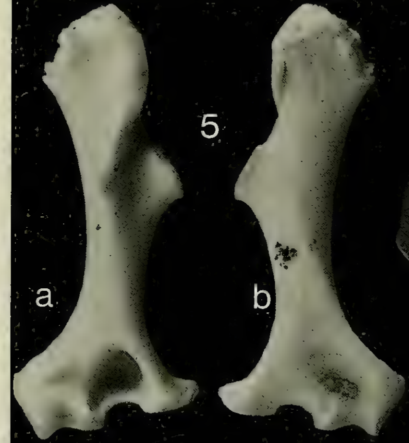
Myxomygale minor n. sp., Ulm-Westtangente
Fig. 6. P_4 sin., occlusal; SMNS 45155 A2. – Ca. ×20.
Fig. 7. P_4 dext., lingual; SMNS 45155 A17. – Ca. ×20.
Fig. 8. P_4 sin., labial; SMNS 45155 A1. – Ca. ×20.
Fig. 9. M_1 sin., occlusal; SMNS 45155 B2. – Ca. ×20.
Fig. 10. M_1 sin., labial; SMNS 45155 B1. – Ca. ×20.
Fig. 11. M_2 sin., occlusal; SMNS 45155 C4. – Ca. ×20.
Fig. 12. M_2 sin., labial; SMNS 45155 C9. – Ca. ×20.
Fig. 13. M_3 sin., occlusal; SMNS 45155 D1. – Ca. ×20.
Fig. 14. M_3 sin., labial; SMNS 45155 D14. – Ca. ×20.



1



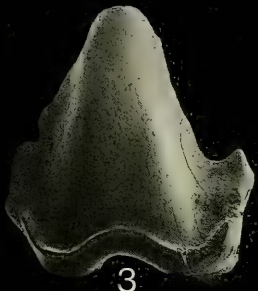
2



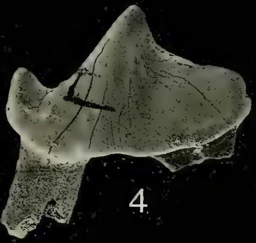
5

a

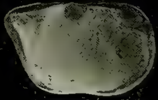
b



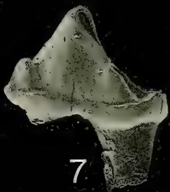
3



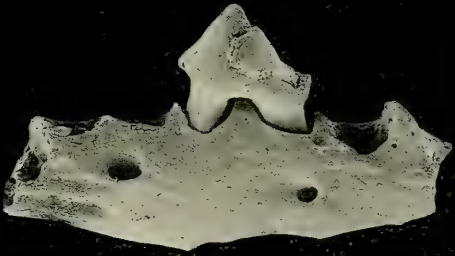
4



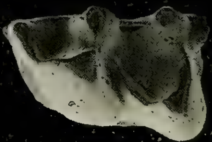
6



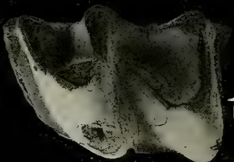
7



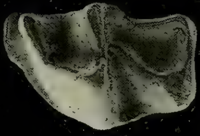
8



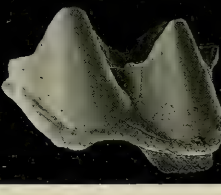
9



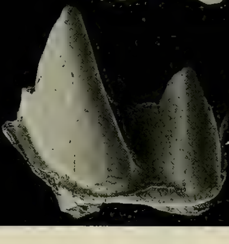
11



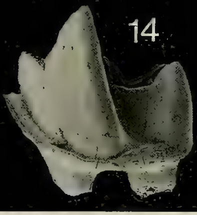
13



10



12



14

Tafel 4

Myxomygale minor n. sp., Ulm-Westtangente
Fig. 1. P^4 sin., occlusal; SMNS 45154 K2. – Ca. ×20.
Fig. 2. M^1 sin., Holotypus, occlusal; SMNS 45154 A1. – Ca. ×20.
Fig. 3. M^2 sin., occlusal; SMNS 45154 E3. – Ca. ×20.

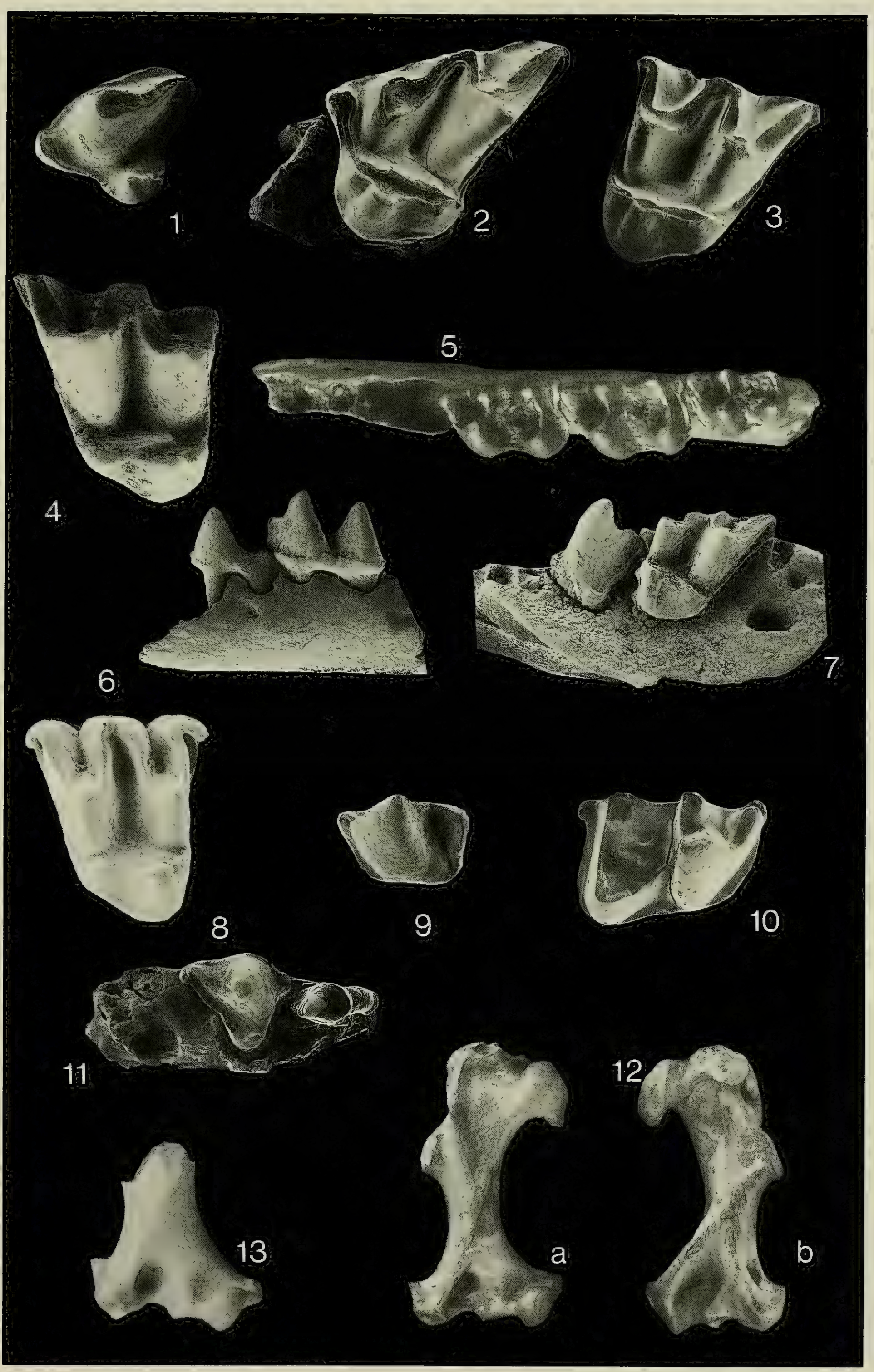
Myxomygale hutchisoni (Ziegler), Stubersheim 3
Fig. 4. M^2 dext., occlusal; SMNS 45168. – Ca. ×20.

?*Paratalpa* cf. *micheli* Lavocat, Ehrenstein 4
Fig. 5. Unterkieferfragm. sin. mit M_1–M_3, occlusal; BSP 1971 XXV 294. – Ca. ×10.
Fig. 6. Unterkieferfragm. sin. mit P_4–M_1, labial; BSP 1971 XXV 295. – Ca. ×10.
Fig. 7. Oberkieferfragm. sin. mit P^4–M^1, occlusal; BSP 1971 XXV 310. – Ca. ×10.
Fig. 8. M^2 dext., occlusal; BSP 1971 XXV 318. – Ca. ×15.

?*Paratalpa* cf. *micheli* Lavocat, Eggingen-Erdbeerhecke
Fig. 9. P_4 sin., occlusal; SMNS 45163 C1. – Ca. ×15.
Fig. 10. M_1 dext., occlusal; SMNS 45163 D1. – Ca. ×15.

Paratalpa aff. *micheli* Lavocat, Hochheim-Flörsheim
Fig. 11. Oberkieferfragm. dext. mit P^3–P^4, occlusal;
SMF 87/63. – Ca. ×10.
Fig. 12. Humerus sin., a. cranial, b. caudal; SMF 87/64. – Ca. ×5.

Paratalpa brachychir (H. v. Meyer), Tomerdingen
Fig. 13. Humerusdistalende sin., cranial; SMF 43497. – Ca. ×5.

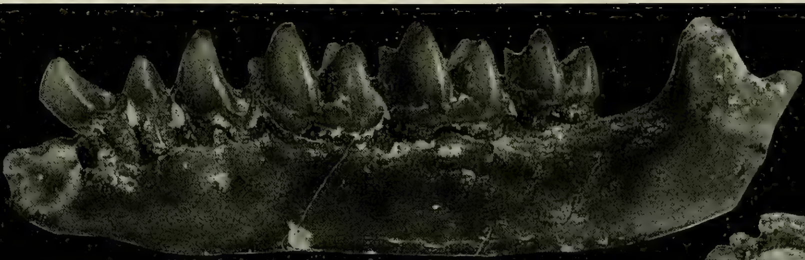

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
a
b

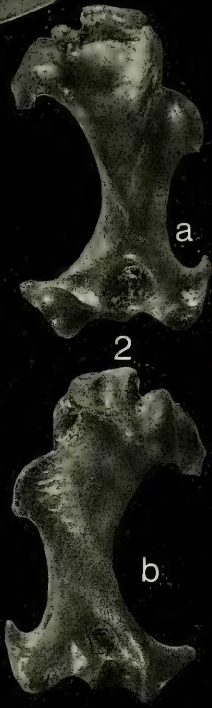
Tafel 5

Paratalpa brachychir (H. v. MEYER), Budenheim
Fig. 1. Unterkieferfragm. sin. mit P_2–M_3, labial; SMF 87/1. – Ca. ×10.

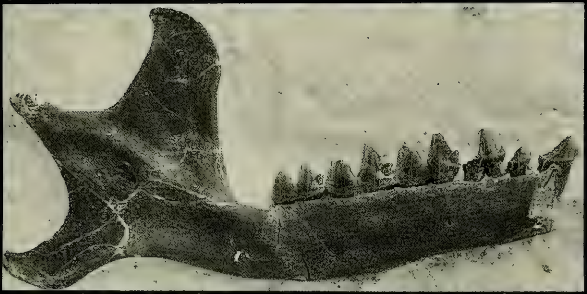
Paratalpa brachychir (H. v. MEYER), Budenheim oder Heßler
Fig. 2. Humerus dext., a. cranial, b. caudal; SMF 87/11. – Ca. ×5.

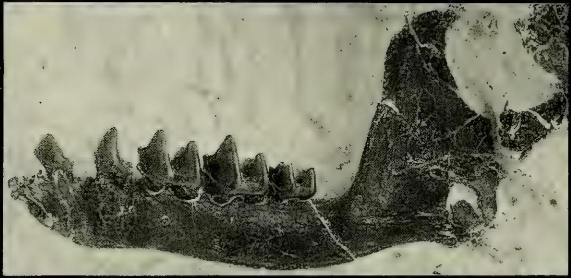
Paratalpa meyeri (SCHLOSSER), UlmWesttangente
Fig. 3. Unterkieferfragm. sin. mit P_2–M_3, lingual; SMNS 44528. – Ca. ×5.
Fig. 4. Unterkieferfragm. sin. mit P_2, P_4–M_3, labial; SMNS 44533. – Ca. ×5.
Fig. 5. Teilskelett mit Humerus dext., caudal, Radius sin., medial und Unterkiefer sin. mit M_2–M_3, labial; SMNS 44810. – Ca. ×3,5.

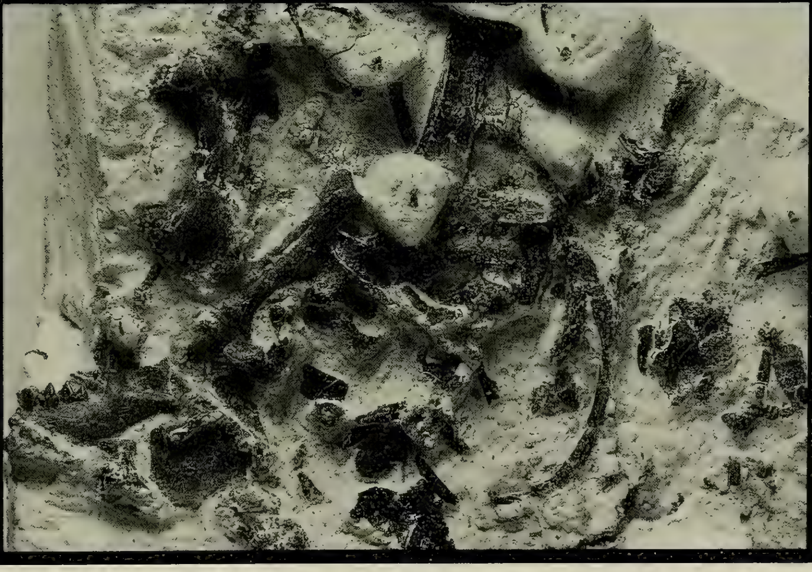

1



2


3


4


5

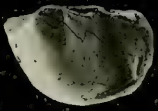
Tafel 6

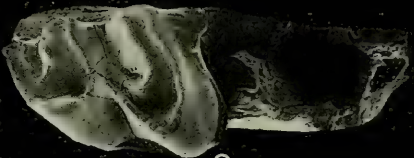
Paratalpa meyeri (Schlosser), Ulm-Westtangente
Fig. 1. P_4 sin., occlusal; SMNS 45165 F1. – Ca. ×15.
Fig. 2. M_1 sin., occlusal; SMNS 45165 G1. – Ca. ×15.
Fig. 3. M_2 sin., occlusal; SMNS 45165 G2. – Ca. ×15.
Fig. 4. Oberkieferfragm. dext. mit P^1–M^3, occlusal; SMNS 44671. – Ca. ×10.
Fig. 5. M^1 dext., occlusal; SMNS 45165 B3. – Ca. ×15.
Fig. 6. M^2 sin., occlusal; SMNS 45165 C3. – Ca. ×15.
Fig. 7. M^3 dext., occlusal; SMNS 45165 E5. – Ca. ×15.

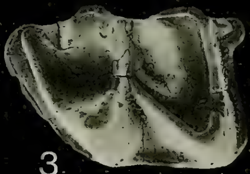
Paratalpa meyeri (Schlosser), Ulm-Westtangente-Brückenpfeiler
Fig. 8. M^2 sin., occlusal; SMNS 44818.2. – Ca. ×15.

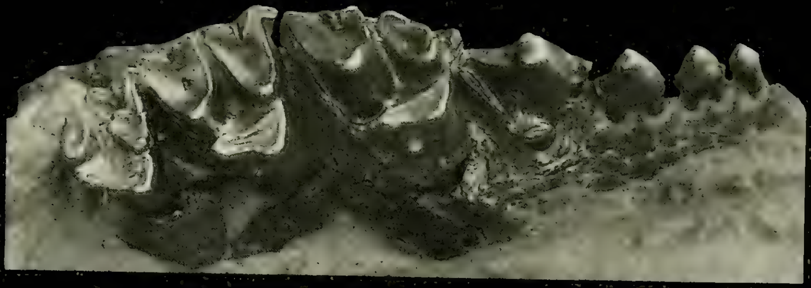
Paratalpa meyeri (Schlosser), Haslach
Fig. 9. Unterkieferfragm. dext. mit P_2–M_3, lingual; SMNS 3959. – Ca. ×10.

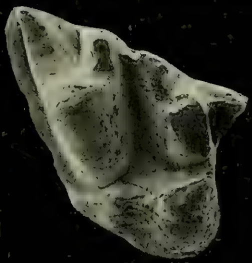
Paratalpa meyeri (Schlosser) vel *Desmanodon antiquus* Ziegler, Stubersheim 3
Fig. 10. P^4 dext., occlusal; BSP 1980 XXXII 228. – Ca. ×15.
Fig. 11. M^1 sin., occlusal; BSP 1980 XXXII 229. – Ca. ×15.
Fig. 12. M^2 sin., occlusal; SMNS 45166.2. – Ca. ×15.

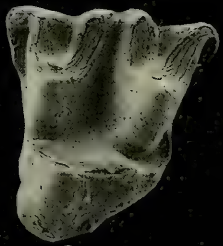

1

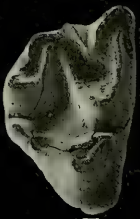

2

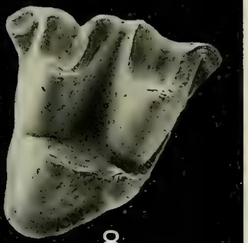

3

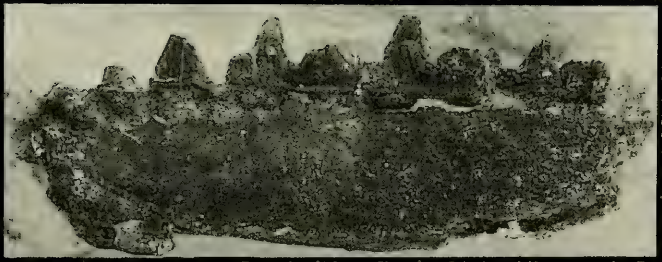

4

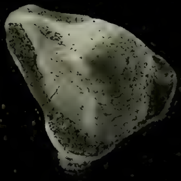

5

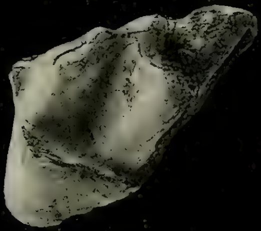

6

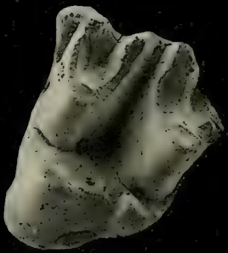

7


8


9


10


11


12

Tafel 7

Geotrypus ehrensteinensis n. sp., Ehrenstein 4

Fig. 1. Unterkieferfragm. dext. mit $P_1 - M_2$, Holotypus, a. labial, b. occlusal, c. lingual; BSP 1971 XXV 281. – Ca. ×5.

Fig. 2. Oberkieferfragm. dext. mit I^1, $C - P^3$, occlusal; BSP 1971 XXV 285. – Ca. ×7,5.

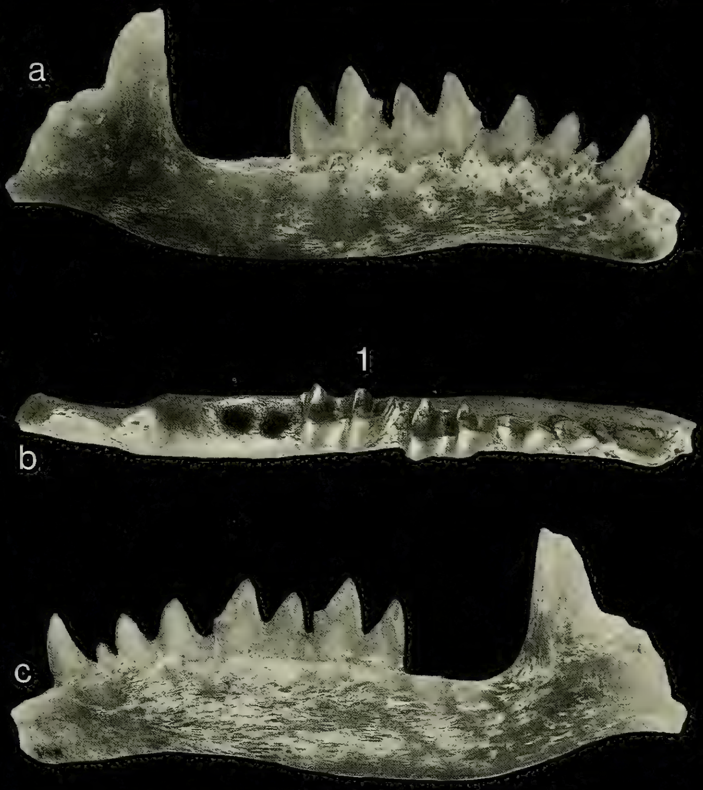
Fig. 3. Oberkieferfragm. sin. mit $P^3 - M^2$, occlusal; BSP 1971 XXV 284. – Ca. ×7,5.

Geotrypus tomerdingensis (Tobien), Tomerdingen

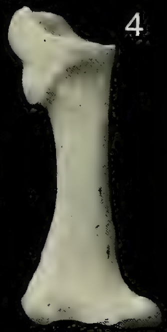
Fig. 4. Radius sin., medial; SMNS 45172.1. – Ca. ×3.

Fig. 5. Ulna dext., lateral; SMNS 45172.2. – Ca. ×3.

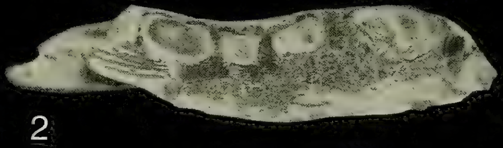
1



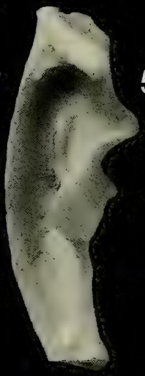
4



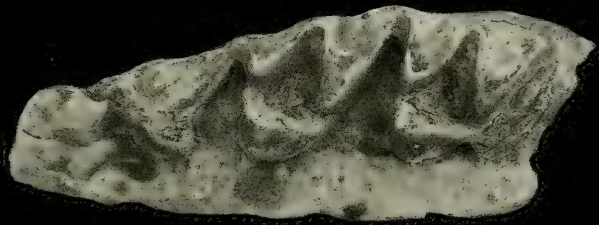
2



5



3



Tafel 8

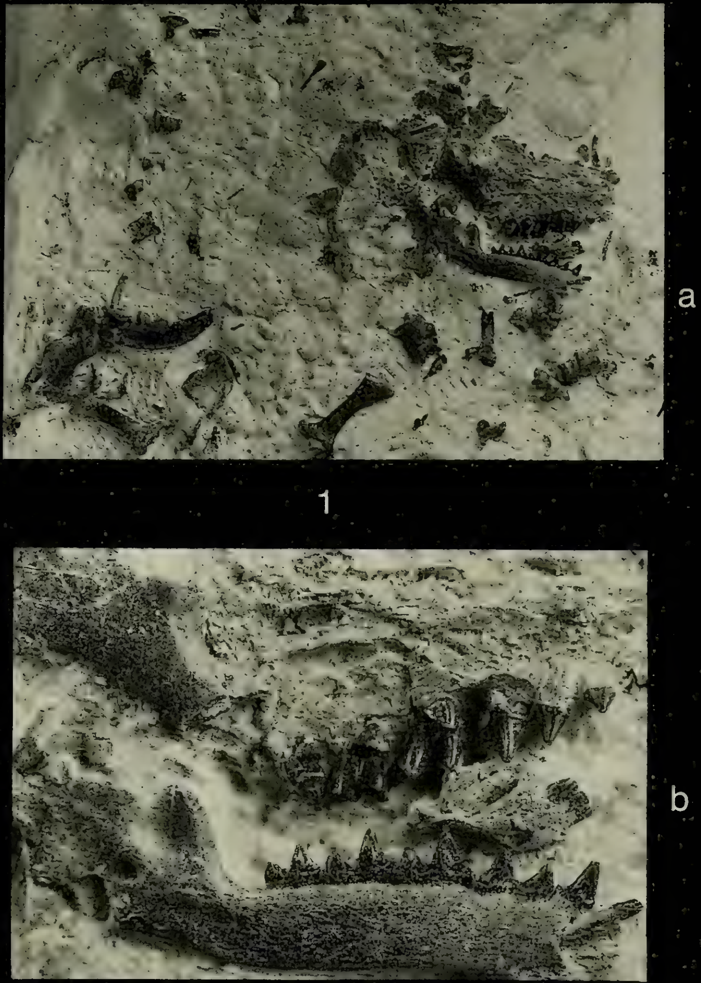
Geotrypus montisasini n. sp., Ulm-Westtangente

Fig. 1. Teilskelett mit Ober- und Unterkieferfragm., Humerus, Radius und Ulna, Holotypus; SMNS 44523.

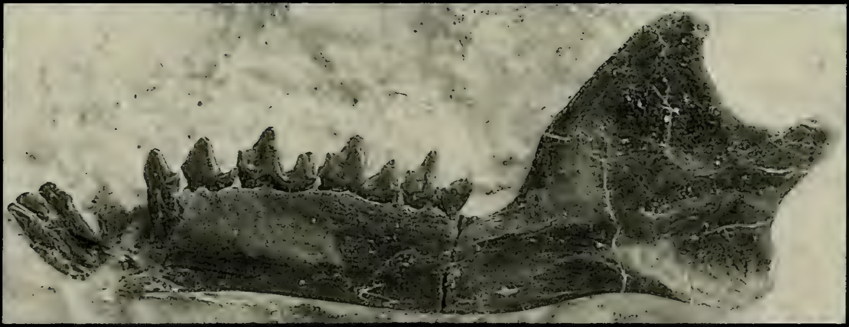
a. Gesamtaufnahme. – Ca. ×1,3.

b. Oberkieferfragm. sin. mit P^2-M^3, occlusal und Unterkieferfragm. sin. mit $C-M_3$, lingual; – Ca. ×5.

Fig. 2. Unterkieferfragm. dext. mit I_2-C, P_3-M_3, lingual; SMNS 44522. – Ca. ×5.



1



2

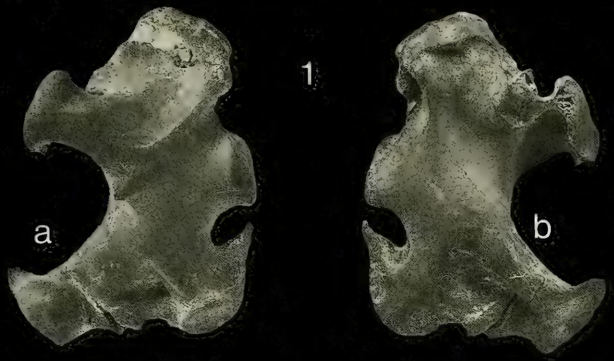
Tafel 9

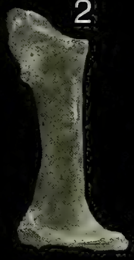
Geotrypus montisasini n. sp., Ulm-Westtangente
Fig. 1. Humerus dext., a. cranial, b. caudal; SMNS 44813.1. – Ca. ×3.
Fig. 2. Radius sin., medial; SMNS 44813.2. – Ca. ×3.

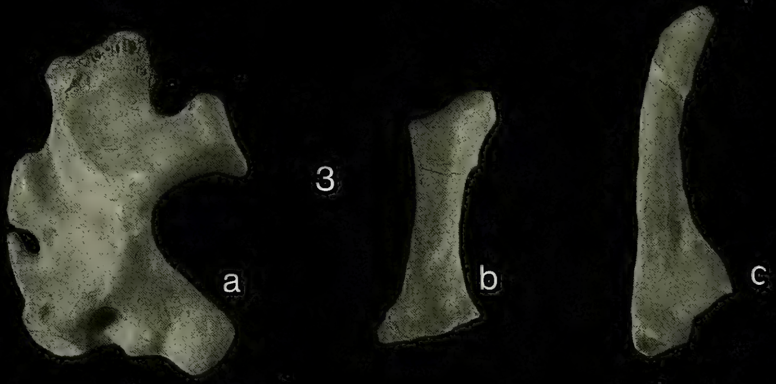
Geotrypus montisasini n. sp., Haslach
Fig. 3. Humerus, Radius und Scapula von einem Individuum; SMNS 43499.
- a. Humerus sin., cranial. – Ca. ×3.
- b. Radius sin., lateral. – Ca. ×3.
- c. Scapula sin., lateral. – Ca. ×3.

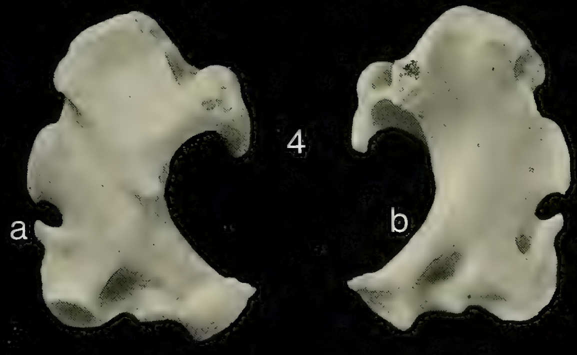
Geotrypus aff. *montisasini* n. sp., Tomerdingen
Fig. 4. Humerus sin., a. cranial, b. caudal; SMNS 45103. – Ca. ×3.
Fig. 5. Femur sin., caudal; SMNS 44486. – Ca. ×3.

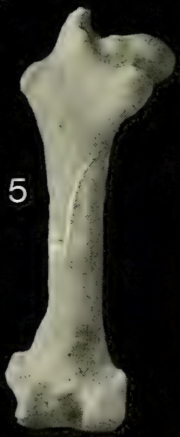
Geotrypus sp., Stubersheim 3
Fig. 6. $P_{?3}$ sin., labial; BSP 1980 XXXII 231. – Ca. ×15.
Fig. 7. M_2 dext., occlusal; BSP 1980 XXXII 234. – Ca. ×15.

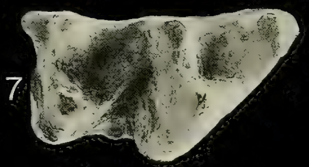

1

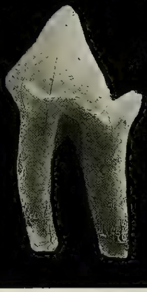

2


3


4


5

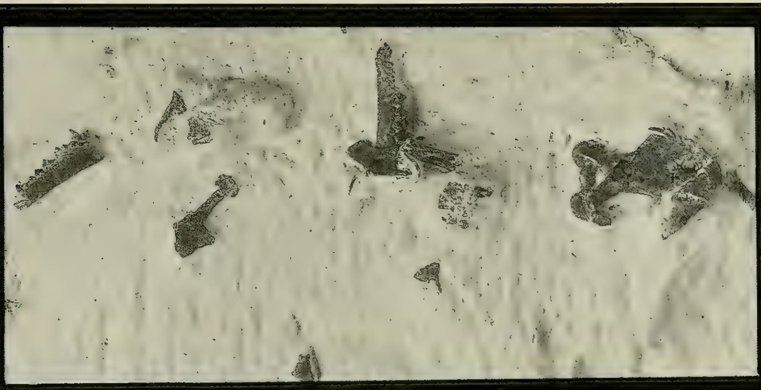

7

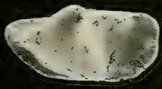

6

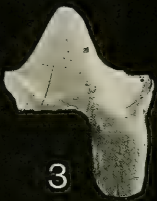
Tafel 10

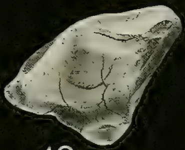
Talpa tenuidentata n. sp., Ulm-Westtangente

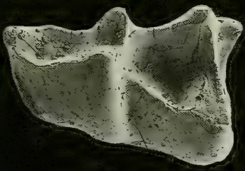
Fig. 1. Humerus dext., Sternum, Phalanx 2 post., Unterkieferfragm. sin. mit I_2–C, P_4–M_2-Trigonid, Unterkieferfragm. dext. mit P_1–M_2-Trigonid, von einem Individuum, Holotypus; SMNS 44811. – Ca. ×2.
Fig. 2. P_4 sin., occlusal; SMNS 45182 A4. – Ca. ×20.
Fig. 3. P_4 sin., labial; SMNS 45182 A2. – Ca. ×20.
Fig. 4. M_1 sin., occlusal; SMNS 45182 C1. – Ca. ×20.
Fig. 5. M_1 sin., labial; SMNS 45182 C3. – Ca. ×20.
Fig. 6. M_2 sin., occlusal; SMNS 45182 E1. – Ca. ×20.
Fig. 7. M_2 sin., labial; SMNS 45182 E2. – Ca. ×20.
Fig. 8. M_3 sin., occlusal; SMNS 45182 G1. – Ca. ×20.
Fig. 9. M_3 sin., labial; SMNS 45182 G2. – Ca. ×20.
Fig. 10. P^4 sin., occlusal; SMNS 45182 I7. – Ca. ×20.
Fig. 11. M^1 sin., occlusal; SMNS 45182 L1. – Ca. ×20.
Fig. 12. M^2 sin., occlusal; SMNS 45182 M1. – Ca. ×20.

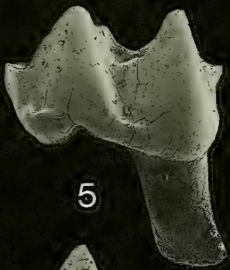

1

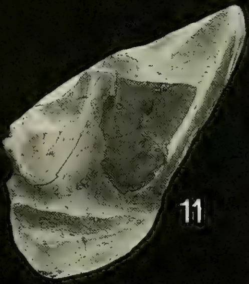

2

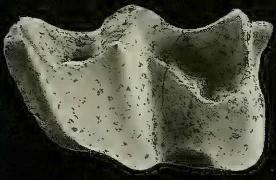

3

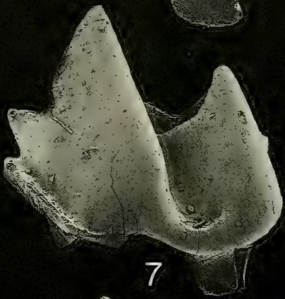

10

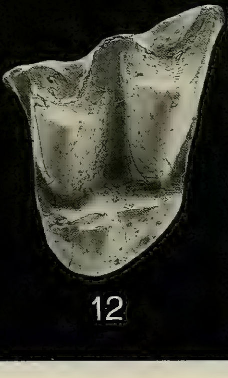

4

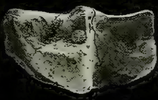

5

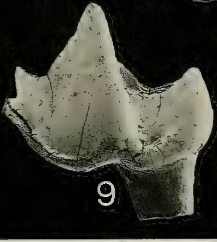

11


6


7


12


8


9

Tafel 11

?*Hugueneya* cf. *primitiva* (HUTCHISON), Eggingen-Mittelhart 1
Fig. 1. M_2 dext., occlusal; BSP 1983 XXII 481. – Ca. ×15.

?*Paratalpa* cf. *micheli* LAVOCAT, Eggingen-Mittelhart 1
Fig. 2. M^2 sin., occlusal; BSP 1983 XXII 488. – Ca. ×15.

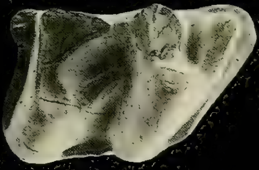
?*Hugueneya* cf. *primitiva* (HUTCHISON), Eggingen-Mittelhart 2
Fig. 3. M_1 sin., occlusal; SMNS 44822.2. – Ca. ×15.
Fig. 4. M_2 sin., occlusal; SMNS 44822.5. – Ca. ×15.
Fig. 5. P^4 sin., occlusal; SMNS 44822.7. – Ca. ×15.

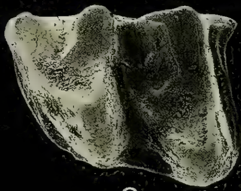
Hugueneya aff. *primitiva* (HUTCHISON), Ulm-Westtangente
Fig. 6. P^4 dext., occlusal; SMNS 44183.2. – Ca. ×15.

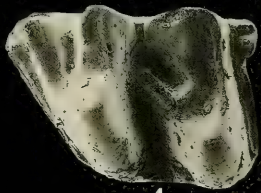
Hugueneya aff. *primitiva* (HUTCHISON), Ulm-Uniklinik
Fig. 7. Unterkieferfragm. sin. mit P_3–M_3, zwischen M_1/M_2 auseinandergebrochen, labial; SMNS 42819. – Ca. ×5.

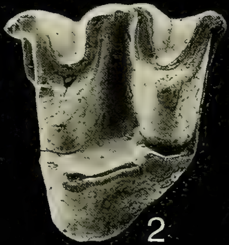
Hugueneya aff. *primitiva* (HUTCHISON), Fort Eselsberg
Fig. 8. Unterkieferfragm. sin. mit P_4–M_3-Trigonid, labial; SMNS 9861.2. – Ca. ×5.

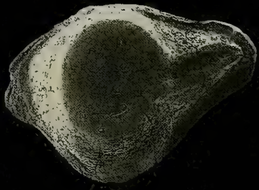
Hugueneya aff. *primitiva* (HUTCHISON), Heßler
Fig. 9. Humerus sin., a. cranial, b. caudal; SMF 2160. – Ca. ×3.
Fig. 10. Radius sin., a. medial, b. lateral; SMF 2162. – Ca. ×3.

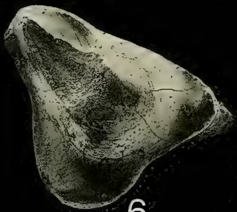

1

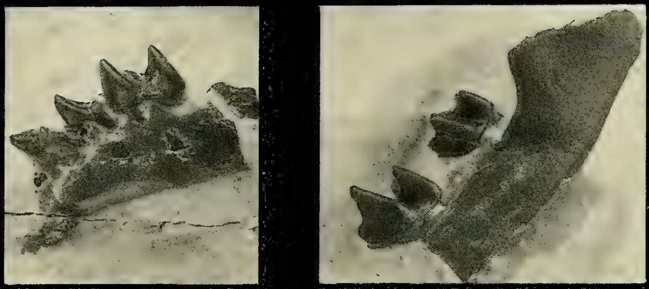

3

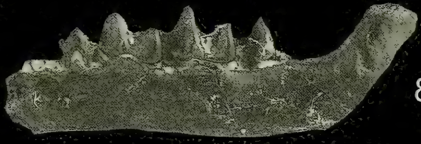

4

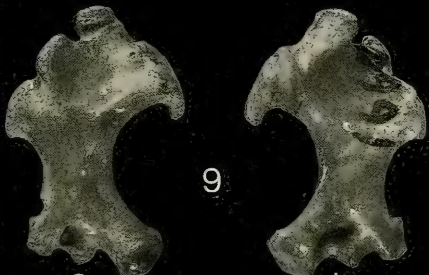

2


5

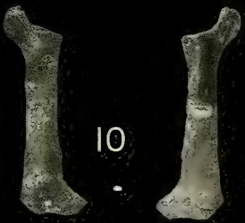

6


7


8


9

a b


10

a b

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-8530 Neustadt a. d. Aisch

HECKMAN
BINDERY, INC.
Bound-To-Please®
JUNE 00

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 01455 5643